













# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

## ABTHEILUNG FÜR ANATOMIE UND ONTOGENIE DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN  
VON  
**PROF. DR. J. W. SPENGLER**  
IN GIESSEN.

---

NEUNTER BAND.  
MIT 49 TAFELN UND 82 ABBILDUNGEN IM TEXT.

---

—❁—

J E N A,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1896.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTHEILUNG

1891

ANATOMIE UND ONTOGENIE

DER THIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPRUNGER

IN ZÜRICH

1596

NEUNTER BAND

MIT 49 TAFELN UND 82 ABBILDUNGEN IM TEXT.

J. B. N. A.

VERLAG VON ERNST MAYER

1891

# Inhalt.

## Heft I

(ausgegeben am 25. November 1895).

	Seite
WILL, LUDWIG, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 3. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse ( <i>Lacerta</i> ). Mit Tafel 1—7 und 17 Abbildungen im Text . . . . .	1
ZERNECKE, ERNST, Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden. Mit Tafel 8—15 . . . . .	92
PLATE, LUDWIG H., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Mit 19 Abbildungen im Text . . . . .	162
FUHRMANN, OTTO, Die Tänien der Amphibien. Mit Tafel 16 . . .	207

## Heft II

(ausgegeben am 24. März 1896).

COHN, LUDWIG, Ueber Myxosporidien von <i>Esox lucius</i> und <i>Perca fluviatilis</i> . Mit Tafel 17 und 18 . . . . .	227
WILDER, HARRIS H., The Amphibian larynx. With Plates 19—21 and 4 figures in the text . . . . .	273
BEARD, JOHN, The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. Part I. <i>Raja batis</i> . With Plates 21—29 . .	319

## Heft III

(ausgegeben am 6. Juli 1896).

ROSENSTADT, B., Untersuchungen über die Organisation und post-embryonale Entwicklung von <i>Lucifer reynaudii</i> M.-Edw. Mit Tafel 30—35 . . . . .	427
STAFFORD, JOSEPH, Anatomical structure of <i>Aspidogaster conchicola</i> . With Plates 36—39 . . . . .	477
FREIDENFELT, T., Untersuchungen zur Neurologie der Acephalen. I. Ueber das Nervensystem des Mantels von <i>Mactra elliptica</i> Brown. Mit Tafel 40 u. 41 . . . . .	543
COE, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von <i>Distomum hepaticum</i> . Mit Tafel 42 . . . . .	561

## Heft IV

(ausgegeben am 15. September 1896).

	Seite
SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Mittheilungen über Siphonophoren. II. Grundriss der Organisation der Siphonophoren. Mit Tafel 43—45 und 32 Abbildungen im Text . . . . .	571
MARKERT, F., Die Flossenstacheln von Acanthias. Ein Beitrag zur Kenntniss der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier. Mit Tafel 46—49 und 10 Abbildungen im Text . . . . .	665

## Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.

### 3. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (*Lacerta*)<sup>1)</sup>.

Von

Dr. Ludwig Will,

a. o. Professor der Zoologie an der Universität Rostock.

Hierzu Tafel 1—7 und 17 Abbildungen im Text.

Bis vor wenigen Jahren beruhten unsere Kenntnisse von der Keimblätterbildung der Reptilien fast ausschliesslich auf dem Studium der Eidechsenentwicklung, das zunächst von KUPFFER<sup>2)</sup> in Epoche machender Weise in Angriff genommen, weiterhin aber durch die Arbeiten von BALFOUR<sup>3)</sup>, STRAHL<sup>4)</sup>, HOFF-

1) Die beiden ersten Beiträge, den Gecko (*Platydictylus*) und die Schildkröte (*Cistudo*) betreffend, erschienen im 6. Bande dieser Zeitschrift.

2) C. KUPFFER u. B. BENECKE, Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien, Königsberg 1878. — C. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifens, in: Arch. Anat. Phys., 1882, Anat. Abth.

3) BALFOUR, F. M., On the early development of Lacertilia together with some observations on the nature and relations of the primitive streak, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 19, 1879.

4) STRAHL, H., Ueber den Primitivstreifen der Eidechse, in: Sitz.-Ber. Ges. Beförd. Naturw. Marburg, 1881. — Ueber die Entwicklung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth. 1881. — Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*, ibid. 1882. — Ueber den Gefässhof von *Lacerta agilis*, in: Sitz.-Ber. Ges. Bef. Naturw. Marburg, 1882. — Ueber die Entwicklung von *Lacerta agilis*, vivipara u. viridis, ibid. 1882. — Beiträge zur Entwick-

MANN<sup>1)</sup> und WELDON<sup>2)</sup> so wesentlich gefördert wurde, dass dadurch ein ziemlich vollständiges Gesamtbild von der Keimblattbildung der Eidechse geschaffen wurde, dem gegenüber die wenigen Angaben, welche ausserdem noch von Schlangen und Schildkröten<sup>3)</sup> vorlagen, als dürftige Bruchstücke erscheinen mussten. — Freilich musste dieses Bild bei dem damaligen Stande der Forschung wesentlich anders ausfallen, als dies heute zu Tage der Fall ist.

Wohl hatte KUPFFER die schöne Entdeckung gemacht, dass es auf der Keimscheibe der Reptilien zu einer Einstülpung komme, die er als eine Urdarmeinstülpung in Anspruch nahm, jedoch unrichtiger Weise in die Allantois sich umwandeln liess, ein Irrthum, der durch BALFOUR seine Berichtigung erfuhr, indem dieser den Durchbruch der Einstülpung nach unten nachwies und zeigte, dass aus ihr der Canalis neurentericus hervorging. Wohl wurde ferner diese fruchtbare Hypothese KUPFFER's von der Urdarminatur der betreffenden Einstülpung noch durch seine Nachfolger gestützt, welche innige genetische Beziehungen des hintern Chordaendes sowie des Mesoderms zu den Wandungen dieses Canals resp. zum Primitivstreifen nachwiesen, immerhin aber konnte es sich nur um das Rudiment einer Gastrula handeln, so lange man noch nicht die richtige Vorstellung von der Ausdehnung der Invagination gewonnen hatte und dieselbe lediglich in den Canalis neurentericus übergehen liess. So war wenigstens eine Perspective eröffnet, welche die Zurückführung der Gastrulationsver-

---

lung der Reptilien, in: Arch. Anat. Phys., 1883, Anat. Abth. — Ueber frühe Entwicklungsstadien von *Lacerta agilis*, in: Zool. Anz. 1883. — Ueber Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von *Lacerta agilis*, in: Arch. Anat. Phys., 1884, Anat. Abth. — Ueber Wachsthumsvorgänge von Embryonen von *Lacerta agilis*, in: Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt, V. 13, 1884. — Die Dottersackswand und der Parablast der Eidechsen, in: Z. wiss. Zool., V. 45, 1886.

1) HOFFMANN, C. K., Contribution à l'histoire du développement des Reptiles, in: Arch. Neerland., V. 16, 1881. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: Z. wiss. Zool., V. 40, 1884. — Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: Morph. Jahrb., V. 11, 1885.

2) WELDON, W. F. R., Note on the early development of *Lacerta muralis*, in: Quart. J. Micr. Sc., 1883.

3) cf. die citirten Arbeiten von KUPFFER und HOFFMANN sowie K. MITSUKURI and ISHIKAWA, On the formation of the germinal layers in *Chelonia*, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 27, 1887, u. ferner C. K. HOFFMANN, in: BRONN's Classen u. Ordnungen, V. 6, Abth. 3, Schlangen, u. Entwicklungsgeschichte der Reptilien, 1890.

hältnisse der Reptilien und damit der Amnioten auf diejenige der Anamnier von der Zukunft erhoffen liess. Von einer thatsächlichen Zurückführung war man jedoch noch so weit entfernt, dass STRAHL, gestützt auf seine sehr sorgfältigen Untersuchungen, die Bedeutung der Einstülpung als Gastrulainvagination unter Anführung der triftigsten Gründe überhaupt bestreiten konnte.

Für eine Zurückführung der ersten Entwicklungsvorgänge der Reptilien und somit Amnioten fehlten vor allen Dingen noch die beiden wichtigsten Beweispunkte: der Nachweis,

1) dass das Zellenmaterial, das der Einstülpung den Ursprung giebt, die Primitivplatte (Primitivstreif d. Aut.), eine Bildung entodermaler Natur sei, während dieselbe bis dahin sich vielmehr als eine Ektodermwucherung (HOFFMANN) oder als das Product der Verschmelzung von Entoderm und Ektoderm (STRAHL, der sich jedoch nicht mit völliger Sicherheit ausdrückt) erwiesen hatte;

2) dass aus der Einstülpung beim Reptil dieselben Bildungen hervorgehen wie bei den Amphibien, nämlich abgesehen vom Darmepithel vor allem die Chorda und das gastrale Mesoderm.

Für den Gecko und die Schildkröte sind diese Beweise inzwischen von mir geliefert und hinsichtlich der letztern Abtheilung weiterhin von MEHNERT <sup>1)</sup> und namentlich von MITSUKURI <sup>2)</sup> in den wichtigsten Punkten bestätigt. Ferner konnte ich zeigen, dass auch der Blastoporus in seinen einzelnen Phasen bis zu seinem Schlusse sich durchaus an die Verhältnisse bei den Amphibien anschliesst.

Für die Eidechse liegt nur eine kurze neuere Mittheilung von WENCKEBACH <sup>3)</sup> vor, in welcher ausschliesslich der zweite Beweispunkt behandelt und bis zu einem gewissen Grade erledigt wird. Es würde aus diesem Grunde für *Lacerta* nur noch erübrigen, die Verhältnisse der jungen Primitivplatte zu untersuchen, sowie ferner die spätern Schicksale des Blastoporus zu schildern. Da jedoch die ausführliche Arbeit WENCKEBACH's bislang nicht erschienen ist, die vor-

---

1) MEHNERT, E., Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica*, 5 Tfn., in: Morph. Arb., V. 1, 1892.

2) MITSUKURI, K., Further studies on the formation of germinal layers in *Chelonia*, in: J. Coll. Sc. Japan, V. 5, 1892. — On the process of gastrulation in *Chelonia*, *ibid.* V. 6, Pt. 4, 1893. — Preliminary note on the process of gastrulation in *Chelonia*, in: Anat. Anz., V. 8, 1893.

3) WENCKEBACH, K. F., Der Gastrulationsprocess bei *Lacerta agilis*, in: Anat. Anz., V. 6, 1891.

läufige Mittheilung aber unrichtige Angaben über die Entstehung des mittlern Keimblatts enthält, so scheint mir eine zusammenhängende Schilderung der Gastrulationsvorgänge der Eidechse um so mehr geboten, als durch die Behandlung der wichtigsten Reptilientypen von demselben Gesichtspunkte aus das Gesamtbild von der Keimblattbildung nur gewinnen kann.

Als Untersuchungsobjecte dienten mir einerseits *Lacerta muralis* und *Lac. lilfordi*, welche ich bei meinem Aufenthalt in Menorca im Jahre 1890 sammeln konnte, ferner *Lac. muralis* und *Lac. viridis* aus Bozen, sowie *Lac. vivipara* und *Lac. agilis* aus Württemberg und Mecklenburg.

Die Conservirung wurde in dem für meine Geckoembryonen verwandten Chromosmiumessigsäure-Gemisch vorgenommen, z. Th. in Verbindung mit Sublimat. Zur Färbung dienten Boraxkarmin, Hämatoxylin nach DELAFIELD, mit besonderm Erfolg aber Eosin resp. Orange G unter Nachbehandlung mit Hämatoxylin, wodurch der störende Einfluss des Dotters fast ganz aufgehoben wird.

### **Zweite Entwicklungsperiode: die Gastrulation.**

Da ich die Verhältnisse der Furchung in einer besondern Abhandlung besprechen werde, beginne ich, wie in den beiden vorhergehenden Arbeiten, sogleich mit der zweiten Entwicklungsperiode. Sie setzt mit dem Beginn der Differenzirung des Ektoderms ein und schliesst unmittelbar vor dem Durchbruch des Urdarms in den subgerminalen Raum; sie deckt sich also vollkommen mit derjenigen Periode, welche ich auch beim Gecko als die zweite unterschieden habe.

#### **1. Das Auftreten der Primitivplatte und des Embryonalschildes (Stadium I).**

Es hat bei der Deutung der ersten Entwicklungsvorgänge der Amnioten immer als eine besondere Schwierigkeit gegolten, dass bei ihnen schon vor dem Einsetzen der Gastrulation zwei differente Keimblätter vorhanden seien, die bei allen übrigen Thieren erst in Folge des Gastrulationsprocesses zur Sonderung kommen. Diese Schwierigkeit machte sich naturgemäss besonders empfindlich bei *Lacerta* geltend, die als einzig gut bekannter Reptilientypus bis vor Kurzem allein die Brücke zu den Amphibien schlagen musste.

Ich habe jedoch schon in den beiden ersten Abhandlungen zu zeigen versucht, dass diese Schwierigkeit für die dort untersuchten

Reptilien thatsächlich gar nicht existirt und nur durch einen doppelten Irrthum hervorgerufen wurde. Einmal ist man vielfach noch immer geneigt, den Begriff der Gastrulation bei den Anamniern allein an das Auftreten der Einstülpung zu knüpfen, trotzdem es eine wohl bekannte Thatsache ist, dass auch bei den Amphibien schon vor der Invagination die Scheidung von Ektoderm und Entoderm eingetreten ist in Folge eines Vorganges, der unter den Begriff einer Epibolie fallen würde. In Wirklichkeit vollzieht sich der Gastrulationsprocess der Amphibien, und dasselbe gilt für alle cranioten Wirbelthiere, aus der Verquickung von Epibolie und Embolie. Sodann war man in dem Irrthum befangen, dass bei allen Amnioten und speciell auch bei den Reptilien die beiden aus dem Furchungsprocess resultirenden Keimblätter völlig von einander getrennt seien. Ich konnte jedoch für den Gecko und *Cistudo* nachweisen — und MITSUKURI ist für *Chelonia* zu der gleichen Ueberzeugung gekommen — dass bei den erwähnten Reptilien wenigstens eine solche anfängliche Trennung nicht existirt, sondern beide von vorn herein in der Primitivplatte zusammenhängen, in deren Umgebung der Process der Differenzirung der Keimblätter (Epibolie) Halt gemacht hat. Ich bezeichnete daher die Primitivplatte als den Blastoporus dieser epibolischen Gastrula und homologisirte sie dem Blastoporus des Amphibienkeimes vor dem Einsetzen der Invagination. Wie beim Amphibienkeim das Entoderm innerhalb der Randzone, welche den Blastoporus umgrenzt, an die Oberfläche tritt, so ist dasselbe auch an der Primitivplatte bei den Reptilien der Fall. Besonders schön erkennen wir diese Uebereinstimmung zwischen der Amphibien- und Reptiliengastrula vor dem Eintritt der Invagination, wenn wir von den Reptilien den Gecko und die Schildkröte zum Vergleich wählen, bei denen die Furchung zu dieser Zeit noch nicht so weit abgelaufen ist wie bei der Eidechse. Beim Gecko sahen wir das Entoderm der Primitivplatte sich nach unten ohne Grenze in die lockere Masse der tiefern Furchungszellen fortsetzen, die ihrerseits zu dieser Zeit noch ebenso continuirlich in den Dotter übergehen, dessen Oberfläche fortdauernd neue Furchungselemente producirt. Auf diese Weise tritt hier das Entoderm noch ebenso als einheitliche Masse an der Primitivplatte an die Oberfläche, wie das beim Amphibium innerhalb der Randzone der Fall ist. Wo möglich noch vollkommener fällt der Vergleich bei den Schildkröten aus. Schon in meiner letzten Arbeit (p. 597) sprach ich auf Grund der Entodermverhältnisse bei einigen wenig ältern Embryonen die Ueberzeugung aus, dass hier, wenigstens bei manchen Embryonen, das Entoderm zur

Zeit des Auftretens der Primitivplatte nur durch den in seinen Oberflächenschichten stark kernhaltigen Dotter (Fig. A) repräsentirt wird, der an der Primitivplatte an die Oberfläche trat. In dieser Ueberzeugung

Fig. A.

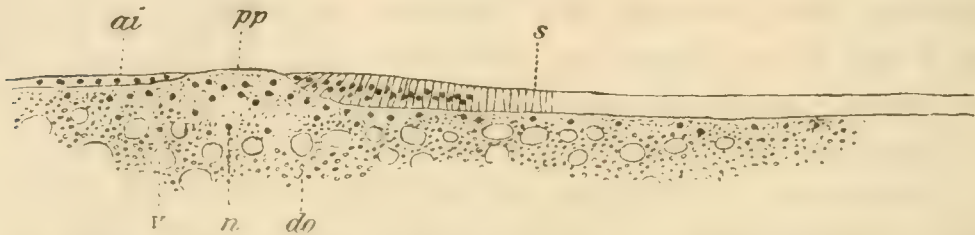


Fig. A. Medianer Längsschnitt durch das hypothetische erste Stadium einer Schildkrötengastrula. *ai* Ektoderm der Area intermedia, *s* Ektoderm des Schildes, *pp* Primitivplatte, von dem kernhaltigen Dotter gebildet, *n* Kerne in der Dotteroberfläche, *do* Dotterkügelchen, *v* Vacuolen im Dotter.

werde ich noch wesentlich durch die schönen Bilder bestärkt, welche uns kürzlich MITSUKURI <sup>1)</sup> von *Chelonia* vorgeführt hat. Damit aber haben wir genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie auch bei Amphibien erwarten müssen, bei denen die Furchung in Folge der Zunahme des Nahrungsdotters verzögert resp. eine partielle wurde.

Etwas anders gestalten sich nun die Verhältnisse bei der Eidechse dadurch, dass hier die Furchung zu der Zeit, wo sich das Ektoderm zu differenzieren beginnt, schon viel weiter vorgerückt ist als beim Gecko, so dass alsdann und namentlich schon beim ersten Auftreten des Embryonalschildes der nicht gefurchte Dotter durch eine annähernd glatte Oberfläche von der Keimscheibe abgegrenzt ist. Eine völlige Abscheidung des Dotters von dem zelligen Entoderm wird hierdurch jedoch noch keineswegs bewirkt, indem man noch längere Zeit hindurch, wenn auch, besonders unter dem Schilde, ziemlich spärlich, kernhaltige Buckeln und Knospen sich von der Oberfläche des Dotters erheben sieht, die sich als Nachfurchungszellen ablösen und so die Brücke schlagen zwischen dem kernhaltigen Dotter und dem zelligen Entoderm, den einheitlichen Charakter des gesamten Entoderms also auch hier zum Ausdruck bringend.

Von Wichtigkeit ist, dass auch bei der Eidechse vor dem Auftreten der Primitivplatte zu keiner Zeit ein Stadium existirt, in dem Ektoderm und Entoderm vollständig von einander getrennt sind.

1) MITSUKURI, K., Contributions to the embryology of Reptilia. 4. On the process of gastrulation in *Chelonia*, in: J. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, V. 6, Pt. 4, 1893.

Während vor dem Process der Differenzirung des Ektoderms die obersten Furchungszellen überall im Bereich der Keimscheibe ganz allmählich in die tiefern übergehen, wird die Differenzirung des obern Keimblatts dadurch bewirkt, dass sich die oberflächlichen Furchungselemente epithelartig an einander zu lagern und damit als zusammenhängende Schicht von den tiefern Zellen abzugrenzen beginnen. Dieser Process wird jedoch an keiner Keimscheibe vollständig durchgeführt; einmal lässt er, wie bei andern Reptilien, den Keimwall frei, dann aber verschont er auch eine Stelle hinter der Keimscheibenmitte, deren Lage nach Alter und Umfang des Blastoderms variirt, im Allgemeinen aber etwa in die Mitte zwischen Keimscheibenmitte und Keimwall fällt. Je älter die Keimscheibe wird, desto mehr beschränkt sich diese Stelle, bis schließlich der Differenzirungsprocess in der Umgebung der künftigen Primitivplatte Halt macht. Die Primitivplatte ist demnach auch bei der Eidechse als der Blastoporus einer epibolischen Gastrula aufzufassen, an dem das entodermale Zellenmaterial an die Oberfläche tritt.

Es soll hier zunächst eine Keimscheibe von *L. lilfordi* besprochen werden, an der das Ektoderm sich soeben angelegt hat, jedoch von der Anlage des Embryonalschildes äusserlich noch nichts zu sehen ist. Auf der etwa 5,3 im Durchmesser messenden kreisrunden Keimscheibe fällt nur die Mitte derselben durch ihre grössere Weisse auf, hervorgerufen durch die grössere Dicke beider Keimschichten an dieser Stelle. Durch eine solche Keimscheibe wurden Schnitte parallel der kurzen Eiaxe gelegt, Schnitte also, die parallel der Medianebene des künftigen Embryos verlaufen und von denen ein annähernd medianer bei schwacher Vergrösserung in Fig. 28a, Taf. 4, dargestellt ist. Das Ektoderm besteht durchweg aus einer einfachen Zellschicht und lässt ebenso wie bei andern Reptilien zwei Zonen unterscheiden, einen Randtheil, der zunächst dem Keimwall liegt, durch eine geringere Höhe seiner Zellen sich auszeichnet (*ai*) und die Area intermedia darstellt, sowie eine Binnenzone, die aus cylindrischen resp. cubischen Zellen besteht (*s*) und die erste Anlage des Embryonalschildes bildet. Beide Zonen gehen jedoch noch so allmählich in einander über, dass in Folge dessen eine einigermaassen scharfe Abgrenzung der Schildanlage noch nicht möglich ist, und letztere aus dem gleichen Grunde äusserlich noch nicht wahrgenommen wird.

Alles, was nun vom Ektoderm gedeckt wird, muss unter dem Begriff des Ektoderms zusammengefasst werden, obwohl dasselbe sich, wie erwähnt, bei der Eidechse nicht mehr in dem Maasse als einheitliches

Ganzes repräsentirt, wie das noch beim Gecko und der Schildkröte der Fall ist. Zunächst unter dem Ektoderm treffen wir eine mehrfache Lage von Entodermzellen an, deren Mächtigkeit, wie schon STRAHL <sup>1)</sup> richtig hervorhebt, in der Mitte der Schildanlage am bedeutendsten ist, um gegen die Area intermedia zu allmählich abzunehmen, innerhalb welcher wir es mit einer 2–3fachen Zellschicht zu thun haben, wenngleich das durchaus nicht buchstäblich zu nehmen ist, indem einmal die Anordnung noch keine definitive ist, andererseits aber durch den Eintritt von Nachfurchungszellen (Fig. 28a links) die geschilderte Anordnung ebenfalls gestört wird.

Wenn STRAHL meint, dass das Hervortreten des Embryonalschildes ausser durch die Höhe der Ektodermzellen, wie KUPFFER angiebt, noch durch die Dicke des Entoderms im Bereich des Schildes bedingt werde, da der letztere um so undeutlicher werde, je mehr sich später die Entodermanlage verdünne, so dürfte diese Ansicht wohl nicht aufrecht zu erhalten sein. Allerdings kann wohl auf frühen Stadien die Verdickung des Entoderms das Hervortreten des Schildes mit unterstützen, allein wirklich wesentlich für dasselbe ist nur der Charakter des Ektoderms, die sich immer mehr ausprägende Gestaltverschiedenheit zwischen den Cylinderzellen des Schildes und den Plattenzellen der Area intermedia. Es ist auch durchaus unrichtig, dass mit zunehmender Verdünnung des Entoderms die Deutlichkeit des Schildes bei der Oberflächenbetrachtung abnimmt, sondern im Gegentheil nimmt, wie bei den übrigen Reptilien, so auch bei der Eidechse die Deutlichkeit des Embryonalschildes während der folgenden Stadien sogar zu, ganz unabhängig von der verschiedenen Gruppierung der Entodermzellen.

So genau im Uebrigen die Angaben STRAHL's sind, so ist er doch in Bezug auf den Embryonalschild zu einer nicht ganz richtigen Vorstellung gelangt. Wie namentlich aus seiner Arbeit „Ueber Wachsthumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*“ <sup>2)</sup> hervorgeht, deckt sich die STRAHL'sche Bezeichnung „Schild“ durchaus nicht mit dem, was KUPFFER, MITSUKURI, MEHNERT und ich selbst als Schild bezeichnen. Bei den letztern handelt es sich um einen bestimmten morphologischen Begriff, der durch die Verdickung des Ektoderms gegeben ist, während bei STRAHL der Name Schild eine ziemlich vage

1) STRAHL, M., Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*, in: Arch. Anat. Phys., 1882, Anat. Abth.

2) in: Abhand. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt, V. 13, 1884.

Bezeichnung für eine Zone ist, die in Folge verschiedener Ursachen, ausser der Ektodermverdickung noch durch die Verdickung des Entoderms sowie die Mesodermausbreitung im Relief hervortritt. Diese Unklarheit in der Definition des Schildes bei STRAHL macht sich besonders bei der Betrachtung seiner Flächenbilder bemerkbar, in denen die auf den einzelnen Stadien als Schild bezeichneten Regionen sich räumlich durchaus nicht decken. Betrachten wir fig. 1 der citirten Abhandlung, so fällt hier die mit *e* bezeichnete ovale Zone völlig in das Gebiet der Ektodermverdickung und ist mit Fug und Recht als Schild zu bezeichnen. Anders aber in fig. 3, in der als Schild eine Kreisfläche *e* bezeichnet wird, in deren Mitte die Primitivplatte liegt. Hier ist, wie die Schnittserie III beweist, nur die von der Primitivplatte ausgehende Wucherung als Schild bezeichnet, eine Zone, die natürlich in keiner Weise mit dem Schilde der vorigen Figur, sowie dem wirklichen ektodermalen Schilde zusammenfällt, dessen Vorhandensein auch in diesem Falle durch die betreffende Schnittserie bewiesen wird.

Wie STRAHL und HOFFMANN<sup>1)</sup> richtig hervorheben, zeichnen sich die Elemente des Entoderms durch ihre ziemlich regelmässige rundliche oder ellipsoide Form aus und unterscheiden sich dadurch von denen des Geckos<sup>2)</sup>. Das Protoplasma ist vielfach von rundlichen, im Leben mit Fett angefüllten Vacuolen durchsetzt, die häufig so zahlreich sind, dass sie demselben einem maschigen Bau verleihen. Die Dotterkügelchen, welche zu dieser Zeit noch alle Embryonalzellen erfüllen, unterscheiden sich in den obersten Entodermschichten nur wenig von denen des Ektoderms, werden jedoch in den untern Entodermschichten zunehmend gröber. Die Dottermolekel sind bei dem vacuolären Bau der Entodermzellen natürlich der Substanz des Protoplasmas selbst eingebettet. Was aber gegenüber den beiden früher behandelten Reptilienformen die Eidechse besonders charakterisirt, ist die frühzeitige blattartige Anordnung des entodermalen Furchungsmaterials, durch welche die Scheidung zwischen dem Dotter und dem gefurchten Entoderm viel früher bewirkt wird als bei jenen und somit Verhältnisse geschaffen werden, die von den Reptilien zu den Vögeln hinüberleiten. Während nun aber bei diesen letzteren die beiden primären Keimblätter vollständig

1) C. K. HOFFMANN, in: BRONN'S Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 3, Reptilien.

2) Die Schildkröte kommt hier nicht in Betracht, weil hier die Zellgrenzen innerhalb des Entoderms erst viel später auftreten.

von einander getrennt sein sollen, so zeigt die Fig. 28a, dass das bei der Eidechse ebenso wenig der Fall ist wie beim Gecko und der Schildkröte. Bei *pp* erkennen wir eine Stelle der Keimscheibenoberfläche, an der die Entodermzellen an die Oberfläche treten und die wir als die Primitivplatte in Anspruch nehmen können, in deren Umgebung der Differenzierungsprocess des Ektoderms Halt gemacht hat. Die Keimscheibe befindet sich daher in der ersten Phase des Gastrulationsprocesses, im Stadium der epibolischen Gastrula.

Die Primitivplatte eines Nachbarschnittes ist in Fig. 28b bei stärkerer Vergrösserung dargestellt. Von dem Embryonalschilde ist nur der hintere Abschnitt von *s* bis *y* in die Zeichnung gefallen, während die Primitivplatte *pp* von *y* bis etwa in die Gegend von *ai* reicht. Dieselbe besteht aus den gleichen Zellen wie das übrige Entoderm (*e*), nur dass sie hier in der Regel etwas enger zusammen gepackt liegen und in Folge dessen sich gegenseitig zu polyedrischen Formen abplatten. Obwohl im Ganzen zu dieser frühen Zeit der Gegensatz zwischen Ektodermzellen und Entodermzellen naturgemäss noch ein minimaler ist und ausser auf der Form und Lage der Zellen nur auf einer geringen Differenz im Dottergehalt beruht, so genügt dieselbe doch schon, um bei einer Durchmusterung der Schnittserie an zahlreichen Schnitten zu erkennen, wo das Ektoderm des Schildes *s* aufhört (bei *y*) und das Zellenmaterial der Primitivplatte beginnt. Letzteres zieht sich an der vordern Grenze der Primitivplatte nach unten und setzt sich continuirlich nach vorn in das untere Blatt (*e*) fort. Ein ebensolcher Uebergang der Primitivplatte zum Ektoderm des Schildes wird nicht nur vermisst, sondern an vielen Schnitten lässt sich sogar deutlich das Gegentheil constatiren. So kann man auch an dem vorliegenden Schnitt von einer deutlichen Grenze zwischen dem Schildektoderm und der Primitivplatte sprechen, einer Grenze, die hier bedingt wird durch grössere Feinheit der Dotterelemente im Ektoderm sowie durch das Auslaufen des hintern Schildrandes in eine ziemlich scharfe Kante. In anderen Fällen kommt hierzu noch eine verschiedene Gruppierung und Form der Zellen innerhalb des Schildes einerseits und der Primitivplatte andererseits. Ein Hinweis auf die Figuren 30, 31 und 32 möge zeigen, dass dieser Contrast zwischen den beiden primären Keimblättern in der Umgebung der Primitivplatte sich in dem nächsten Stadium noch schärfer ausprägt; stets finden wir den continuirlichen Zusammenhang der Primitivplatte mit dem untern Blatt, während wir einen Uebergang zum Schildektoderm völlig vermissen. Dieser continuirliche Uebergang der Pri-

mitivplatte in das blattartige Entoderm, die völlige Uebereinstimmung beider in der Form und dem histologischen Charakter ihrer Zellen sind für mich der Grund, weshalb ich die Primitivplatte als ein entodermales Zellenlager ansehe. Die Möglichkeit, bei den Reptilien die Primitivplatte scharf von dem umgebenden Ektoderm abzugrenzen, dient nur noch zur Unterstützung der angeführten Beweisgründe; das Fehlen einer solchen Grenze würde, wie wir gleich sehen werden, an der Auffassung nichts ändern können.

LWOFF <sup>1)</sup> macht mir nun in einer im Nachtrag noch besonders zu würdigenden Arbeit den Einwurf, dass da, wo die Differenzirung des Ektoderms unterbleibt, nicht das Entoderm, sondern nur ein noch nicht gesondertes, also wohl indifferentes Keimmateriale an die Oberfläche treten könne. LWOFF hätte wohl voraussetzen können, dass ich mir diesen Einwand selbst gemacht habe, und bei einer etwas sorgfältigern Ueberlegung wäre er dann auch wohl zu der Ueberzeugung gekommen, dass dieser Einwurf nur ein scheinbarer ist und lediglich auf ein Spiel mit Worten hinausläuft. Fragen wir uns nämlich, wie bei den Reptilien die Herausbildung der beiden primären Keimblätter zu Stande kommt, so müssen wir unsern Ausgang natürlich von einem Blastoderm nehmen, an dem eine oberflächliche epitheliale Schicht noch nicht aufgetreten ist. Hier muss man die gesamte Zellenmasse des Blastoderms als ein indifferentes Material bezeichnen. Beim Gecko nun beruht die Differenzirung der Keimblätter lediglich auf der activen Rolle, welche die oberflächlichen Zellen übernehmen, indem sie sich auf einem bestimmten Gebiet in Epithelform gruppiren. Die tiefern Zellen erhalten sich hierbei vollständig passiv, sie behalten also ihren bisherigen indifferenten Charakter, nichts desto weniger wird wohl niemand, ausser LWOFF, etwas dagegen haben, wenn wir sie nebst dem ebenso indifferent gebliebenen Dotter als Entoderm bezeichnen. Dazu berechtigt uns einmal ihre Lagebeziehung, dann ihr künftiges Schicksal, schliesslich aber die Ueberlegung, dass sie, trotzdem sie sich selbst passiv verhielten, dennoch mit zunehmender Ausbildung des obern Blattes in einen immer zunehmenden Gegensatz zum obern Blatt rücken.

Dieses ursprünglich indifferente Verhalten der tiefern Furchungselemente wird noch besonders durch das Factum illustriert, auf das

---

1) B. LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren, in: Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1894, No. 2.

auch His <sup>1)</sup> neuerdings wieder die Aufmerksamkeit gelenkt hat, dass auch beim Gecko vor der definitiven Constituirung des Ektoderms häufig Zellen der tiefern Lage sich zwischen die oberflächlichen drängen und so zur Flächenvergrößerung der Keimhaut beitragen. Diese Erscheinung nimmt ein Ende, sobald wirklich das obere Blatt eine zusammenhängende Zellschicht darstellt, also lediglich in Folge activer Veränderungen der oberflächlichen Zellen, während die tiefer gelegenen nach wie vor denselben Charakter behalten. Da die Zellenmasse der Primitivplatte nun, wie hervorgehoben, mit dem übrigen Entoderm ein zusammenhängendes Ganze bildet und auch histologisch sich in keiner Weise vor dem übrigen Entoderm auszeichnet, so liegt kein Grund vor, sie als in noch höherm Grade indifferent anzusehen.

Noch überzeugender für das passive Verhalten der tiefern Furchungselemente bei dem Process der Differenzirung der Keimblätter verhalten sich die Schildkröten. Sowohl aus den trefflichen Figuren von MITSUKURI als aus meinen eigenen Abbildungen geht hervor, dass bei *Chelonia* wohl in allen, bei *Cistudo* wenigstens in vielen Fällen das gesammte Entoderm lediglich von dem an seiner Oberfläche kern-

Fig. B.

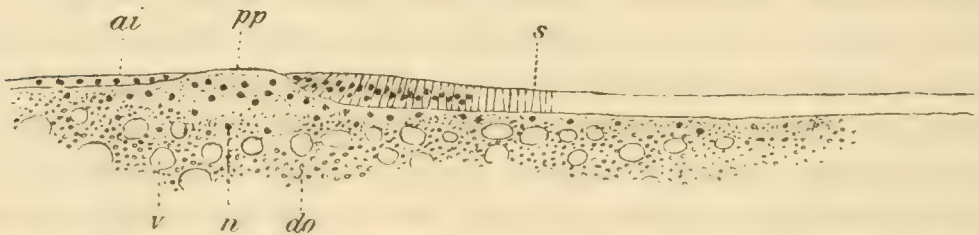


Fig. B. Medianer Längsschnitt durch das hypothetische erste Stadium einer Schildkrötengastrula. *ai* Ektoderm der Area intermedia, *s* Ektoderm des Schildes, *pp* Primitivplatte, von dem kernhaltigen Dotter gebildet, *n* Kerne in der Dotteroberfläche, *do* Dotterkügelchen, *v* Vacuolen im Dotter.

haltigen Dotter repräsentirt wurde, der an der Primitivplatte, wie Fig. B erläutert, an die Oberfläche tritt. Hier kann bei der Differenzirung der Keimblätter sicher nur das Ektoderm die active Stelle übernommen haben, während der kernhaltige Dotter seinen indifferenten Charakter nach wie vor beibehält, trotzdem aber aus den oben angeführten Gründen als Entoderm angesehen werden muss.

Wir sehen also, dass es bei der Keimblattbildung der erwähnten Reptilien zu einem Gegensatz zwischen zwei Keimschichten kommt,

1) His, Ueber mechanische Grundvorgänge thierischer Formenbildung, in: Arch. Anat. Entw. 1894.

ohne dass zunächst die tiefere Schicht factisch ihren ursprünglichen Charakter ändert. Die blattartige Anordnung des Entoderms, die bei beiden wohl sehr spät auftritt, schafft nicht erst diesen Gegensatz, sondern kann ihn nur mehr zum Ausdruck bringen.

Bei der Eidechse liegen die Verhältnisse nun insofern anders, als hier die blattartige Gruppierung der tiefern Furchungselemente sehr früh, etwa gleichzeitig mit der epithelartigen Anordnung der obern, eintritt. Aus dem, was jedoch soeben für den Gecko und die Schildkröte ausgeführt wurde, ergibt sich, dass wir nicht berechtigt sind, die Zellen der Primitivplatte in Gegensatz zum übrigen Entoderm zu setzen und sie etwa für indifferent zu halten. Der durchaus gleichartige Charakter beider geht übrigens noch besonders daraus hervor, dass wir die Nachfurchungszellen, wie überall im Bereich des untern Blattes, auch in das Zellenlager der Primitivplatte eintreten sehen.

Doch kehren wir wieder zur Betrachtung unserer Fig. 28b zurück.

Verfolgen wir die Primitivplatte in der Richtung nach hinten, so beobachten wir hier in so fern das Gleiche wie im vordern Abschnitt, als auch hier das Zellenmaterial derselben sich nach unten ebenso ununterbrochen in das untere Blatt fortsetzt, dagegen ist es hier noch ganz unmöglich, eine Abgrenzung von dem Ektoderm der Area intermedia (*ai*) aufzufinden, die vielmehr an dieser Stelle ebenso continuirlich in einander übergehen. Da diese Abgrenzung später, wenn das Ektoderm der Area intermedia mehr und mehr den Charakter eines Plattenepithels annimmt, auch hier möglich wird, so sehen wir damit die für den Gecko und die Schildkröte beobachtete Erscheinung auch für die Eidechse eintreten, dass diese Abgrenzung der Primitivplatte zuerst vorn auftritt und sich erst allmählich nach den Seiten und nach hinten ausdehnt.

Hinsichtlich der Lage der Primitivplatte ist zu bemerken, dass dieselbe an dieser und einigen andern Keimscheiben von gleichem Durchmesser ca. 3 mm vom vordern, dagegen nur 2 mm vom hintern Keimscheibenrande entfernt war. Da der Keimwall zu dieser Zeit noch sehr breit ist, so ist die Primitivplatte an manchen Präparaten nur durch eine sehr schmale Ektodermzone vom hintern Keimwall getrennt. Da es nun ausserordentlich schwer ist, auch nur ungefähr zu sagen, wo der Keimwall beginnt und wo man bereits von einem differenzirten Ektoderm sprechen kann, diese Schwierigkeit aber in den noch jüngern Stadien noch grösser wird, so muss man die Möglichkeit im Auge behalten, dass Anfangs die Primitivplatte vielleicht innerhalb des Keimwalls selbst gelegen war und einen Theil des Keimwalls ausmachte,

von dem sie nur im Verlaufe der Differenzirung des Ektoderms getrennt wurde, ähnlich, wie DUVAL das für die Vögel angiebt. Bei den grossen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung so junger Keimscheiben bietet, habe ich jedoch bis jetzt keine sichern Anhaltspunkte für eine solche Auffassung gewinnen können, die sich mir lediglich als eine ins Auge zu fassende Möglichkeit aufgedrängt hat.

Ueber die Form der Primitivplatte kann ich für den vorliegenden Embryo keine bestimmten Angaben machen, einmal weil die Primitivplatte äusserlich noch nicht hervortrat, dann aber, weil ihre seitlichen Grenzen zu so früher Zeit auf Längsschnitten nur ganz ungefähr zu erkennen sind. Nur so viel kann ich sagen, dass das Ektoderm auf 16—20 Schnitten mit Sicherheit fehlte.

Schliesslich bleibt noch der Keimwall zu betrachten, an dem beide primären Keimblätter innig mit einander zusammenhängen, indem es innerhalb desselben noch nicht zur Abscheidung einer oberflächlichen ektodermalen Schicht gekommen ist. Der Keimwall bildet die Randzone der ganzen Keimscheibe und ist je nach dem Alter der Keimscheibe von verschiedener Dicke, auf dem vorliegenden Stadium an der dicksten Stelle etwa 6—8 Zellen stark, um gegen den Keimscheibenrand keilartig auszulaufen. Der Dotter ist von dem Keimwall durch einen deutlichen Contour abgegrenzt, der meist mit membranartiger Schärfe hervortritt und gegen den freien Rand der Keimscheibe in eine bei allen Eiern mit ziemlicher Regelmässigkeit angetroffene Plasmaansammlung übergeht (Fig. 28c).

Zwischen dem eben betrachteten blattartig angeordneten Theil des Entoderms und dem Ektoderm des Schildes findet sich auf diesem Stadium bei verschiedenen Embryonen regelmässig wiederkehrend ein Spaltraum (Fig. 29a), der die wiederholt behauptete und ebenso oft bestrittene Furchungshöhle der Eidechse darstellt. Es ist in der That schwer zu entscheiden, ob dieser Raum ein natürlicher oder künstlich durch die Conservirung bedingter ist. Die Thatsache, dass er bei *Platydictylus* und *Cistudo* vermisst wird, kann nicht ohne Weiteres entscheiden, denn man brauchte nur anzunehmen, dass die beim Gecko zwischen den Blastomeren vorhandenen Intercellularlücken hier in Folge der frühzeitigen blattartigen Aneinanderlagerung der Entodermzellen zu einer continuirlichen Furchungshöhle zusammengefloßen seien. Immerhin möchte ich mich doch der Ansicht zuneigen, dass wir es mit einer zwar regelmässig erscheinenden, aber doch künstlichen Spalte zu thun haben, wofür besonders der Umstand spricht, dass das Relief des Bodens dieses Spaltraums stets ziemlich genau die

untere Fläche des ektodermalen Schildes wiederholt, was wohl nicht der Fall sein dürfte, wenn im Leben beide Zellenschichten sich nicht berührt hätten. Die Primitivplatte bleibt von dieser Spaltbildung unter allen Umständen ausgeschlossen. Das künstliche Zustandekommen des Spaltraums wird ohne Zweifel durch die ansehnliche Mächtigkeit des Entoderms gerade in der Mitte des Schildes hervorgerufen, welches durch sein Eigengewicht in die Subgerminalhöhle hinabsinkt, deren flüssiger Inhalt in Folge der Conservirung eine Volumenverringerung erfährt. Aus demselben Grunde kann ein solcher Spaltraum sich nicht in die Area intermedia ausdehnen, weil hier die in grösserer Zahl vorhandenen Nachfurchungszellen ein stützendes Polster abgeben.

Zwischen dem blattartigen Entoderm und der Oberfläche des Dotters ist nun mit diesem Stadium ein grosser Raum entstanden, der als Subgerminalhöhle oder Keimhöhle bezeichnet wird. Es ist dies ein Raum, der während der unmittelbar vorhergehenden ältesten Furchungsstadien durch die grosse Zahl der intercellulären Zwischenräume besonders der tiefern Furchungszellen repräsentirt war, deren Zusammenfliessen zu einem einheitlichen Raum durch die besprochene blattartige Gruppierung der obersten und ältesten Entodermzellen bedingt wird. Da diese blattartige Anordnung des Entoderms beim Gecko später eintritt, so tritt auch hier die Subgerminalhöhle erst mit diesem Moment als zusammenhängender Raum auf. Die Keimhöhle ist am weitesten da, wo der Nachfurchungsprocess am weitesten vorgeschritten ist, also in der Region des Schildes, in der zu dieser Zeit in der Regel nur verhältnissmässig wenige Nachfurchungszellen angetroffen werden. In der Area intermedia, wo die Nachfurchung noch etwas lebhafter vor sich geht, wird sie bereits enger und von zahlreichen Zügen von Nachfurchungszellen durchsetzt, bis sie schliesslich nach dem Keimwall zu sich zwischen den Intercellularlücken der hier gelegenen Furchungselemente verliert.

Ausser dem blattartig angeordneten Entoderm und den eben erwähnten Nachfurchungszellen bildet aber noch der Dotter einen wesentlichen Bestandtheil des Entoderms, dessen Zugehörigkeit besonders beim Gecko und der Schildkröte klar nachzuweisen war.

Während der Dotter noch auf dem kurz vorhergehenden Stadium, ja gelegentlich noch an Embryonen gleichen Alters, überall an seiner Oberfläche mit halbkugligen Buckeln und Vorsprüngen versehen war, die in der Regel einen Kern erkennen lassen und im Begriff stehen, sich als verspätete Elemente der Furchung abzuschnüren, so dass der

Dotter sich nach oben ganz allmählich in Blastomeren aufzulösen schien und somit noch ein allmählicher Uebergang zum zelligen Entoderm stattfand, ist das auf dem vorliegenden Stadium anders geworden. Der Nachfurchungsprocess hat bereits ein langsames Tempo, vorzugsweise in der Region des Schildes, angenommen, und in Folge dessen hat der Dotter (Fig. 28a) auf grosse Strecken eine glatte Oberfläche bekommen, besonders in der zuletzt erwähnten Region und an den äussersten Rändern des Keimwalls, wenn auch hie und da immer noch einzelne Buckeln auch an dieser Stelle sich finden. Am lebhaftesten geht der Nachfurchungsprocess noch innerhalb der Area intermedia an den innern Theilen des Keimwalls vor sich, wie schon ein Blick auf Fig. 28a erkennen lässt.

Der Nachfurchungsprocess, der lediglich die letzte Phase des gewöhnlichen Furchungsvorganges darstellt, steht nun in unmittelbarer Beziehung zu dem Vorhandensein von Kernen im Dotter, die gewöhnlich in einfacher, seltener in mehrfacher Schicht die oberflächliche Region desselben einnehmen. Ich werde dieselben einfach als Dotterkerne bezeichnen, da mir sowohl der Name Merocytenkern als auch die Bezeichnung als Meganucleus unzutreffend erscheinen. Diese Kerne sind entweder dem gewöhnlichen Protoplasmanetz, das auch die Dotterkörnchen suspendirt enthält, einfach eingelagert, ohne dass es in ihrer Umgebung zu einer nennenswerthen Plasmaanhäufung kommt, und stellen dann die plasmaarmen Merocyten VIRCHOW's<sup>1)</sup> dar, welche ausschliesslich auf die Region unterhalb des Schildes und der Area intermedia beschränkt sind. Die plasmareichen Dotterkerne dagegen finden sich ebenso ausschliesslich unterhalb der Region des Keimwalls sowie in der den Keimwall umgebenden Region der Dotteroberfläche. Sie sind von einem mehr oder minder grossen, oft sehr ansehnlichen Protoplasmahof umgeben (Fig. 28c, n, o, p, q), der sich an seiner Oberfläche direct in das Plasmanetz des Dotters fortsetzt. Das Protoplasma selbst ist keineswegs homogen, sondern lässt an gut gefärbten Präparaten häufig mit Deutlichkeit eine feinste maschige Structur erkennen, die an der Oberfläche vielfach in grössere Vacuolen übergeht.

Beiderlei Kerne, gleichviel ob mit oder ohne Plasmahof, zeigen abgesehen von ihrer Lage und Umgebung den gleichen Charakter. Sie sind ausserordentlich mannigfaltig in ihrer Grösse und Form. Zum

1) H. VIRCHOW, Das Dotterorgan der Wirbelthiere, in: Z. wiss. Zool., V. 53, Suppl. 1892; Fortsetzung in: Arch. Mikr. Anat., V. 40, 1892.

Theil überragen sie die Kerne der gewöhnlichen Furchungskerne bedeutend, wie aus Fig. 28 c und d hervorgeht. Einer der grössten wurde in Fig. 28 m bei gleicher Vergrösserung wie 28 d—o, 28 r, s gezeichnet. Neben solchen Riesenkernen trifft man aber, namentlich in der mittlern Region der Keimscheibe, zahlreiche andere, welche nicht über das Maass eines gewöhnlichen Furchungskerns hinausgehen, für die demnach die ZIEGLER'sche Bezeichnung als Meganucleus nicht passen würde. Derartige kleinere Kerne finden sich, zum Theil neben grössern, in den Figuren 28 d, e, f, g, h, i dargestellt. Beide Extreme werden durch so continuirliche Zwischenstufen verbunden, dass wir aus der Grössendifferenz keinerlei Recht zu einer etwaigen Unterscheidung verschiedener Kernarten ableiten können.

Ebenso verschieden sind die Dotterkerne hinsichtlich ihrer Gestalt. Während zur Zeit der Furchung kuglige Kerne im Dotter häufig sind, sind solche von nun an nur höchst selten anzutreffen. Vorherrschend ist durchaus eine unregelmässige rundliche oder längliche Gestalt mit ebenso unregelmässig gebuchteter Oberfläche (Fig. 28 d, m, r, s), die sich an den Kernen verschiedenster Grösse mit Leichtigkeit constatiren lässt. Vielfach trifft man sogar gelappte Kernformen an, so dass man an Schnitten gelegentlich einzelne dicht bei einander gelegene Kerngruppen anzutreffen glaubt, bis man durch Berücksichtigung der Nachbarschnitte findet, dass es sich um abgeschnittene Lappen eines einzigen Kerns handelt. Neben solchen gelappten Kernen stösst man aber thatsächlich auch auf kleine Gruppen isolirter Kerne (Fig. 28 l, f, n), von denen sich mit Sicherheit nachweisen lässt, dass sie trotz ihrer oft sehr engen Nachbarschaft wirklich von einander isolirt sind. Fig. 28 n stellt eine kleine Gruppe reihenweise gelagerter Dotterkerne dar, die einem gemeinsamen Plasmahof eingelagert sind und an die von RÜCKERT bei Haien beschriebenen Bilder erinnern. Aehnliche Kernreihen habe ich wiederholt zu beobachten Gelegenheit gehabt. Besonders auffallend sind unter den kleinern Dotterkernen solche, die sehr stark in die Länge gezogen sind (Fig. 28 i, k, o) und daher bei schwacher Vergrösserung wie ein kurzes, stark tingirtes Stäbchen erscheinen.

Was nun die Structur der Dotterkerne anlangt, so muss ich betonen, dass dieselbe auf dem vorliegenden Stadium noch nicht von der der gewöhnlichen Furchungskerne abweicht. An dünnen Schnitten ist überall ein feines Kerngerüst nachweisbar, dem die chromatischen Körnchen eingelagert sind und das durchaus mit dem der Kerne der Furchungszellen übereinstimmt (Fig. 28 d, m). Die stäbchenförmigen

Kerne zeigen oft ein faseriges Gefüge, aber nur, weil die Maschen des Kernnetzes eine Längsstreckung entsprechend der Form der Kerne selbst erfahren haben. Später allerdings ändert sich die Struktur, indem dann an zahlreichen Kernen die von ZIEGLER <sup>1)</sup> und OPPEL <sup>2)</sup> angegebene Verklumpung des Kerngerüsts eintritt, die z. B. an den Dotterkernen der Fig. 35, Taf. 6 bereits erkennbar wird.

Es ist nun in vorliegender Arbeit keineswegs meine Absicht, von dem Hauptgegenstand derselben, den Gastrulationsverhältnissen abzuschweifen, um hier eingehend die Frage nach der Bedeutung und dem Schicksal der Dotterkerne zu erörtern, um so weniger, als diesem Gegenstande eine Fortsetzung dieser Abhandlung gewidmet sein wird. Ich möchte an dieser Stelle nur an der Hand eines Stadiums ein orientirendes Gesamtbild des Reptilienkeims entwerfen. Dabei kann ich aber nicht vermeiden, die erwähnte Frage wenigstens so weit zu berühren, als Embryonen dieses Stadiums im Stande sind, darüber Auskunft zu ertheilen.

ZIEGLER vertritt bekanntlich die Ansicht, dass die Dotterkerne der Teleosteer und Selachier sich von der Zeit der Beendigung der Furchung ab in keiner Weise mehr morphologisch an der Embryonalentwicklung betheiligen, d. h. keinen Zellen den Ursprung geben, welche mit den Keimblättern zur Bildung von Geweben und Organen zusammentreten, und er hat wohl hierin die Meinung der Mehrzahl der Autoren für sich, wenn auch HOFFMANN eine gegentheilige Ansicht vertritt. Wenn aber ZIEGLER ferner glaubt, dass ein entsprechender Satz für alle meroblastischen Wirbelthiere Gültigkeit hat, so kann ich das nur unter der Bedingung zugeben, dass unter „Furchung“ auch der gesamte Nachfurchungsprocess mit verstanden wird.

Für alle Reptilien ist es in hohem Grade charakteristisch, dass der Furchungsprocess beim Beginn der Differenzirung der Keimblätter nicht abgeschlossen ist, sondern dass sich noch nachträglich lange Zeit hindurch weitere Furchungszellen vom Dotter abschnüren, die, wenigstens zu einem grossen Theil, in den Verband des Entoderms eintreten, sich also thatsächlich am Aufbau des Embryos betheiligen.

Der Nachfurchungsprocess steht nun in engster Beziehung zu den beschriebenen Dotterkernen. Am leichtesten gelingt der Nachweis derselben für die plasmaarmen, innerhalb der Schildregion, der Area

1) H. E. ZIEGLER, Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere, in: Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B., 1894.

2) A. OPPEL, Die Befruchtung des Reptilieneies, in: Arch. Mikr. Anat., V. 39, 1892.

intermedia, sowie unterhalb des proximalen Keimwalls vorkommenden Kerne. Ueberall in den betreffenden Zonen, am spärlichsten unter dem Schilde, beobachten wir die Bildung von Nachfurchungszellen (Fig. 28 a). Es erhebt sich an der betreffenden Stelle die Oberfläche des Dotters in Form eines mehr oder weniger vorragenden Buckels, den wir wiederum an andern Stellen im Begriffe sehen, sich als Knospe abzuschnüren. An dünnen Schnitten wird man nun in den allermeisten Fällen innerhalb einer jeden solchen Knospe je einen Kern nachweisen können, der in jeder Beziehung den Dotterkernen gleicht und in seiner Grösse ebenso grossen Schwankungen unterliegt, wie die Dotterkerne selbst. Zum Beweise führe ich die Figuren 28 d—h r, s an, die aus den verschiedensten Regionen stammen (28 d aus der Grenze von Area intermedia und Schild, 28 e aus der Area intermedia, 28 f aus den peripheren Theilen des Schildes, 28 g aus der proximalen Region des Keimwalls, 28 h aus der Schildmitte). Die Grösse mancher Dotterkerne, die vielfach Bedenken gegen eine Betheiligung derselben am Nachfurchungsprocess erregt hat, ist, wie die Figuren zeigen, durchaus kein Hinderniss. Wohl sind die Kerne des Keimes durchweg von gleicher Grösse, aber schon im Keimwall treffen wir neben kleinern häufig auch recht ansehnliche Kerne. Ausserdem zeigen aber die tiefern Furchungszellen und besonders die frei im subgerminalen Raum liegenden wechselnde Grössenverhältnisse, wie ein Vergleich der Figg. 28 d, e, h sofort erläutert, welche ausserdem zeigen, dass auch die äussern Formen der Kerne der jungen Nachfurchungszellen durchaus denen der Dotterkerne gleichen.

Sehr häufig findet man die Nachfurchungszellen in reihenweiser Anordnung im subgerminalen Raum gelegen, wie z. B. im Falle der Fig. 28 d. Ich halte es für möglich, dass derartige Zellreihen wenigstens in manchen Fällen schnell auf einander folgenden Knospungen von derselben Stelle aus den Ursprung verdanken, wobei natürlich eine wiederholte Kerntheilung an der betreffenden Stelle des Dotters vorausgesetzt werden muss. Für eine solche Auffassung spricht, dass man gelegentlich innerhalb einer Knospe mehrere Kerne antrifft, wie z. B. in Fig. 28 f.

Eine unumstössliche Thatsache ist jedenfalls, dass es die Dotterkerne sind, welche bei den Reptilien den Nachfurchungsprocess unterhalten.

Ueber die Betheiligung der von einem Plasmahof umgebenen Dotterkerne aus der Region des Keimwalls an dem Nachfurchungsprocess sind meine Erfahrungen noch zu wenig umfassend, um ein

positives Urtheil abgeben zu können. Das liegt aber lediglich daran, dass meine Präparate nur für die Gastrulationsvorgänge angefertigt wurden und ich zur Erzielung dünner Schnitte in vielen Fällen den Keimwall nicht in ganzer Ausdehnung mitgeschnitten habe. Immerhin habe ich aber doch eine Anzahl von Präparaten, welche eine Betheiligung auch der plasmareichen Dotterkerne kaum ausschliessen lassen. In einer andern Arbeit hoffe ich diesen Punkt erledigen zu können.

Eine weitere Frage ist es, ob diese Nachfurchungszellen sich auch am Aufbau des Embryos betheiligen. Von dem grössten Theil der im Anfang dieser Entwicklungsperiode entstehenden ist das mit Sicherheit der Fall, wie ausser Fig. 28 a, b die Figg. 31 u. 32 zeigen, die beide etwas ältern Embryonen entnommen sind. Ueberall zeigt das blattartige Entoderm, das in beiden Fällen, wie wir sehen werden, bereits als secundäres Entoderm zu bezeichnen ist, nach unten unregelmässige Anhänge von Zellensträngen, die aus der Aneinanderlagerung jener reihenweise gruppirten Nachfurchungszellen entstanden sind und im Begriff stehen, in den Verband des blattartigen Entoderms einzutreten. Unter viel auffälligeren Bildern vollzieht sich, wie wir schon durch KUPFFER wissen, der Eintritt der Nachfurchungszellen bei den Schlangen. Ebenso sicher ist aber andererseits, dass durchaus nicht alle Nachfurchungszellen zum Aufbau des Embryos verbraucht werden. Schon H. VIRCHOW<sup>1)</sup> lenkte mit Recht die Aufmerksamkeit auf jene einzeln auf dem Boden der Subgerminalhöhle ruhenden Nachfurchungszellen, von denen man sich nur schwer vorstellen kann, wie sie den Anschluss erreichen sollen, selbst bei Zuhülfenahme der amöboiden Bewegung, für die übrigens, bei *Lacerta* wenigstens, keine Anzeichen vorhanden sind. Solche, nicht in den Verband des Embryos eintretende Nachfurchungszellen fallen später dem Zerfall anheim unter voraufgehender Degeneration der Kerne. Häufig, namentlich in etwas spätern Stadien, kommt es zuvor zu einer Proliferation der Nachfurchungszelle unter Bildung eines einen oder mehrere Hohlräume umschliessenden Säckchens oder länglichen Schlauches. Während man nun beim Gecko und namentlich den Schlangen solche Zellenschläuche noch an ältern Embryonen z. Th. sehr häufig sich mit dem Entoderm in Verbindung setzen und in den Verband des letzteren eintreten sieht, habe ich bei der Eidechse diese Erscheinung bisher nicht beobachtet, vielmehr in manchen Fällen Zustände derselben constatirt, welche auf ihren Zerfall schliessen lassen.

1) H. VIRCHOW, Das Dotterorgan der Wirbelthiere, in Z. wiss. Zool., V. 53, Suppl. 1892. Fortsetzung in: Arch. Mikr. Anat. V. 40, 1892.

Hiermit ist nun keineswegs die Frage nach dem Schicksal und der Bedeutung der Dotterkerne erledigt; eine solche ist nur von einem eingehenden Studium des Furchungs- und Nachfurchungsprocesses zu erhoffen und erfordert Schnitte durch das ganze Ei. Ich will nur noch anfügen, dass in Folge der Nachfurchung die plasmaarmen Mero-cyten im Dotter unterhalb der Embryonalgegend und der Area inter-media spärlicher werden, bei *Lac. viridis* schneller als bei *Lac. muralis* und *Lac. lilfordi*. Bei ersterer vermisste ich sie im Stadium V und VI bereits vollständig, während bei letztern gelegentlich noch im XII. bis XV. Stadium einige wenige aufgefunden werden konnten. Uebrigens sprechen die Befunde von *Lac. muralis* dafür, dass keineswegs die Dotterkerne allein durch den Nachfurchungsprocess in ihrer Zahl verringert werden, sondern dass eine Anzahl derselben noch innerhalb des Dotters unter vorhergehender Verklumpung des Kerngerüstes der Atrophie anheimfällt.

Haben wir somit gesehen, dass sich, abgesehen von den spätern Degenerationsformen, weder in Bezug auf Grösse, Structur und Gestalt, noch auch auf die Betheiligung am Furchungsprocess irgend ein Moment zur Unterscheidung der Dotterkerne von den gewöhnlichen Furchungskernen ergibt, so bleibt nur noch die Vermehrungsart der Kerne zu untersuchen.

Während sich bei den Fischen die Dotterkerne nur im Anfang der Furchung mitotisch vermehren sollen, um später in directer Weise sich zu theilen, ist das bei den Reptilien in so fern anders, als während des gesammten Nachfurchungsprocesses noch Mitosen im Dotter gefunden werden. Ich habe die Dotteroberfläche zahlreicher Embryonen im° Anfang des Gastrulastadiums mit starken Vergrösserungen abgesucht und in den meisten Fällen, zuweilen sogar in grosser Zahl Dotterkerne in mitotischer Theilung gefunden, so dass ich nicht zweifeln kann, dass dies die normale Vermehrungsart derselben ist. Wenn eine directe Kerntheilung derselben stattfindet, so kann diese jedenfalls erst eintreten, wenn nach Beendigung der Nachfurchung die zurückgebliebenen Dotterkerne unter Verklumpung ihres Kerngerüstes degeneriren, um allmählich ganz zu verschwinden. Ich führe hier nur zwei Beispiele mitotischer Kerntheilung aus demselben Embryo (Fig. 28) an, den ich bisher für die Beschreibung der Dotterkerne zu Grunde gelegt. Die Schnittserie war so reich an sich theilenden Dotterkernen, dass häufig ein Schnitt deren mehrere zeigte. Fig. 28 p, Taf. 4, stellt eine Stelle aus der Region des proximalen Keimwalls dar, in der neben einander ein plasmareicher und ein

plasmaarmer Kern gelegen war, von denen letzterer sich im Spindelstadium befand, während der daneben gelegene Kern möglicher Weise sich auf einem Vorstadium befindet. Die Spindeln der Dotterkerne sind meist ausserordentlich lang, schlank und häufig schwach gebogen, mit sehr scharf ausgeprägter Faserung. Bei stärkerer Vergrösserung ( $1/_{18}$  Immers.) ist in Fig. 28 q ein plasmareicher Dotterkern aus der Region des mittlern Keimwalls abgebildet, der jedoch die Verhältnisse der Kernplatte nicht deutlich erkennen lässt, weil die Färbung der Serie hierfür nicht ausreichte.

Berücksichtigen wir nun, dass auch in Bezug auf die Vermehrung die Dotterkerne den gewöhnlichen Furchungskernen gleichen, so muss ich so lange, bis das Gegentheil stricte nachgewiesen, durchaus an der Abstammung der Dotterkerne von Furchungskernen festhalten.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu der Betrachtung der Gastrulationsvorgänge zurück.

An zwei wenig ältern Embryonen bahnte sich die Anlage des Embryonalschildes auch äusserlich in Gestalt einer ovalen hellen Stelle der Keimscheibenmitte an, jedoch war der Schild in beiden Fällen noch so undeutlich umschrieben, dass aus diesem Grunde eine genaue Messung unmöglich war. Auf dem medianen Längsschnitt schliessen sich die Verhältnisse unmittelbar an die des vorhergehenden Embryos an. Der Fortschritt in der Entwicklung kennzeichnet sich hauptsächlich in der regelmässigen Gestalt der Cylinderzellen des Schildes sowie in der Umwandlung des entodermalen Keimblatts, das in Fig. 28 a in der Mitte des Schildes die grösste Dicke erreichte, in eine im Bereich des Schildes einfache Zellschicht.

Fig. 29 stellt einen Längsschnitt durch die Primitivplatte des jüngern der beiden hier in Betracht kommenden Embryonen dar. Der Embryonalschild zeigt sich an seinem Hinterrande aussergewöhnlich verdickt, weist hier ausnahmsweise polyedrische Zellen auf und lässt die Grenze zu der dahinten liegenden Primitivplatte wesentlich schärfer hervortreten als an unserm Ausgangsstadium. Die Primitivplatte (*pp*) selbst zeigt noch genau dasselbe Bild und setzt sich nach vorn und hinten direct in das blattartige Entoderm fort. Letzteres jedoch zeigt im Bereich des Schildes bereits den Uebergang zum definitiven einschichtigen Zustand, indem es hier höchstens noch zwei, an manchen Stellen sogar nur noch eine Zellendicke aufweist. Im subgerminalen Raum liegen zahlreiche Stränge von Nachfurchungszellen, die verschiedentlich mit dem blattartigen Entoderm in Verbindung getreten sind und dadurch natürlich den eben geschilderten Charakter des

letztern stark beeinträchtigen. Die Lage der Primitivplatte ist annähernd die gleiche wie bei der vorigen Keimscheibe, indem dieselbe 1,9 mm vom hintern, dagegen 3,3 mm vom vordern Blastodermrand entfernt ist.

Der zweite der erwähnten Embryonen (Fig. 30) ist ein klein wenig älter, wie daraus hervorgeht, dass die Einschichtigkeit des blattartigen Entoderms noch mehr vorwaltet als in voriger Figur, obschon auch hier natürlich hie und da Ausnahmen vorkommen, die stellenweise sogar durch Verbindung mit Strängen von Nachfurchungszellen recht auffallende werden. Interessant war mir die Längsschnittserie durch diesen Embryo besonders, weil sie gute Aufschlüsse über die Flächenausdehnung der Primitivplatte erlaubte. Bei der Durchsicht der Präparate liess sich die letztere auf 45 Schnitten verfolgen, was bei einer Schnittdicke von  $\frac{1}{100}$  mm eine Breite von 0,45 mm bedeutet. Die Länge der Primitivplatte beträgt in der Medianebene 0,43 mm, in dem in Fig. 30 abgebildeten Schnitt, der 11 Schnitte seitlich liegt, nur noch 0,28 mm, um noch weiter seitlich mehr und mehr abzunehmen, bis 23 Schnitte seitlich von der Medianebene die Primitivplatte überhaupt verschwindet, so dass hier also die Oberfläche des Keims continuirlich vom Ektoderm gebildet wird. Da demnach die Länge der Primitivplatte der Breite derselben fast gleichkommt, so kann man bei der Eidechse nicht von einer so ausgeprägten Sichelform derselben sprechen wie beim Gecko und der Schildkröte. Die ausgedehnten Seitenflügel, die Hörner der Sichel, welche bei den zuletzt erwähnten Reptilien auch schon während des ersten Stadiums zur Ueberwachsung kommen, fehlen der Eidechse von vorn herein.

Wenn man jedoch bedenkt, dass auch bei der Eidechse die Primitivplatte sich unmittelbar dem bogenförmigen Hinterrand des Schildes anschmiegt, sie auch hier in der Mitte ihre grösste Längenausdehnung besitzt, um nach den Seiten allmählich an Länge abzunehmen, so steht, wenn man den Begriff der Sichel auch auf die Eidechse anwenden will, nichts im Wege, hier von einer sehr gedrunenen Sichelform zu sprechen.

Ich habe zur Abbildung einen seitlichen Schnitt gewählt, um auch für die seitliche Ausdehnung der Primitivplatte einen Beleg zu liefern, dann aber, weil gerade in der betreffenden Region die vordere Abgrenzung nach dem Schilde *s* zu eine besonders scharfe war. Da diese Grenzen zum grossen Theil durch die verschiedene Form und Stellung der Zellen von Schild und Primitivplatte sowie ferner durch den verschiedenen Dottergehalt und dadurch bedingte Differenzen in

der Färbung beruhen, wird man bei der geringen Differenz der beiderlei Zellen zu so früher Zeit kaum erwarten dürfen, die erwähnte Grenze an allen Schnitten mit gleicher Schärfe anzutreffen. So zeigt auch im vorliegenden Falle die Primitivplatte Stellen, an denen sie sehr scharf hervortrat, andere dagegen, an denen dies in geringerem Grade der Fall ist. In dem abgebildeten Schnitt wird diese Grenze nicht nur durch die verschiedene Form der Zellen, sondern auch durch eine ganz verschiedene Färbung angedeutet. Die hintere Abgrenzung der Primitivplatte gegen die Area intermedia, von der bereits vorhin die Rede war, konnte ich (Fig. 30 z) zuerst bei diesem Embryo nachweisen. Die Grenze scheint sich demnach ebenso wie beim Gecko erst einige Zeit nach der ersten Differenzirung der primären Keimblätter herauszubilden.

Die Verhältnisse des Entoderms zeigen nur geringfügige Veränderungen gegenüber dem vorigen Embryo. Die Tendenz zu einer einschichtigen Anordnung seiner Zellen spricht sich hier noch etwas deutlicher aus, abgesehen von den bereits erwähnten durch den Eintritt der Nachfurchungszellen bedingten Ausnahmen. Mit der Primitivplatte steht das untere Keimblatt überall im continuirlichen Zusammenhang, und sämtliche Schnitte beweisen ganz klar, dass die erstere aus einem durchaus einheitlichen Zellenmaterial besteht, von dem nach unten hin sich noch keine besondere Zellenlage abgespalten hat, wie wir das an den nächst ältern Embryonen sehen werden. Die Zellenmasse der Primitivplatte ist etwas ansehnlicher als bei beiden vorher besprochenen Embryonen, was wohl auf regere Zelltheilung innerhalb derselben zurückzuführen ist, da Kerntheilungsfiguren auf fast allen Schnitten mehrfach angetroffen werden.

Für beide Embryonen gelten noch dieselben Verhältnisse des subgerminalen Raumes, der mit zu Strängen angeordneten Nachfurchungszellen erfüllt ist und nach unten von dem kernhaltigen Dotter begrenzt wird. Ueber die ältern Stadien dieser der Invagination vorhergehenden Entwicklungsstufe liegen mir drei Embryonen von *Lacerta muralis* und einer von *L. lilfordi* vor.

Der jüngste derselben liess bei äusserer Betrachtung die ovale Schildanlage erkennen, doch mit so unbestimmten Umrissen, dass aus diesem Grunde eine Messung noch nicht möglich war. Am hintern Ende des Schildes war eine quere, nach vorn gebogene Furche von 0,36 mm Breite zu bemerken (cf. Fig. C), die mir interessant erschien, als auch da, wo wie beim Gecko und der Natter — wie ich auf Grund eigener Beobachtungen hinzufügen kann — die Invagination in Gestalt

einer Sichelrinne auftrat, diese nach vorn gebogen erschien. Da jedoch bei dem vorliegenden Eidechsenembryo diese Rinne sich auf den Längsschnitten (Fig. 31) kaum nachweisen liess, so liegt die Möglichkeit vor, dass das Oberflächenbild, so regelmässig es auch war, auf Täuschung beruht.

Der in Fig. 31 abgebildete Median-schnitt zeigt nur die Primitivplatte mit einem kleinen Theil des Schildes (s). Die vordere Grenze (y) tritt an allen Schnitten mit grosser Deutlichkeit hervor, weniger regelmässig ist das mit der hintern (z) der Fall, die an einigen Schnitten nicht nachweisbar ist, während sie wieder an andern mit ziemlicher Deutlichkeit zu erkennen ist. Die Primitivplatte besitzt noch ihre gedrungene sichelförmige Gestalt, indem ihre Breite 0,32 mm bei einer Länge von 0,25 mm beträgt. Da die Breitenausdehnung geringer ist als beim vorigen Embryo (0,45 mm), so mag es sich hier bereits um eine Breitenabnahme derselben handeln, wie ich sie auch beim Gecko constatiren konnte und sie auch bei der Eidechse sogleich sich ergeben wird, wenngleich zunächst die Möglichkeit nicht ausgeschlossen bleibt, dass wir es im vorliegenden Fall lediglich mit einer individuellen Schwankung zu thun haben.

Mit der Primitivplatte ist in histologischer Beziehung eine sehr tiefgreifende Veränderung vor sich gegangen. Während ihre Zellen vorhin mit dem blattartigen Theil des Entoderms unterhalb des Schildes und der Area intermedia in continuirlichem Zusammenhang standen, hat sich nunmehr die unterste Zellenlage der Primitivplatte von der Hauptzellmasse derselben abgespalten. Dadurch hat die Primitivplatte ihre Verbindung mit dem blattartigen Entoderm vor und hinter derselben aufgegeben. Da dieses letztere dagegen mit der von der Primitivplatte abgespaltenen Zellschicht in Zusammenhang bleibt, so bilden beide Theile zusammen ein besonderes Blatt, welches unter dem gesamten Keim hinwegzieht. So sehen wir also auch bei der Eidechse mit diesem Stadium eine Scheidung des ursprünglich einheitlichen Entoderms in einzelne Abschnitte sich vollziehen, ein Vorgang, den wir auch beim Gecko constatiren konnten, wo derselbe jedoch erst in späterer Zeit eintritt.

Fig. C.



Fig. C. Skizze des Embryos No. 27 von *Lacerta muralis*. Vergr.: ZEISS aa, Oc. 1. *usp* Urmundspalte, *s* Contour des Embryonschildes.

Entsprechend der bislang von mir benutzten Terminologie bezeichne ich nunmehr das Zellenlager der Primitivplatte mit der von derselben ausgehenden, als Kopffortsatz (*kf*) bekannten Wucherung als primäres Entoderm oder Urdarmblatt (*e.*), die gesammte unter der Primitivplatte und dem Ektoderm des Schildes und der Area intermedia hinwegziehende Zellschicht als secundäres Entoderm (*e.,*) oder Dotterblatt. Die Summe der Nachfurchungszellen sowie der mit Kernen versehene Dotter selbst bilden den dritten Theil des Entoderms.

Die schon vorhin innerhalb der Primitivplatte beobachteten Zelltheilungen haben zu einer Vermehrung des hier angehäuften Zellmaterials, gleichzeitig aber zur Bildung eines nach vorn gerichteten Kopffortsatzes (*kf*) geführt, aus dem später die Wandungen des Urdarms hervorgehen. Auch nach hinten und seitlich hat sich diese Wucherung bereits ausgedehnt, so dass man unterhalb des Ektoderms der Area intermedia (*ai*) einen kurzen Fortsatz der Primitivplatte antrifft, der die erste Anlage des prostominalen Mesoderms darstellt.

Die übrigen Theile des Entoderms bieten noch so ziemlich dasselbe Bild wie auf dem vorhergehenden Stadium. Das secundäre Entoderm ist im grössten Theil des Schildbereiches einschichtig (cf. auch den Schnitt Fig. 32 durch den nächst ältern Embryo), abgesehen von den Stellen, wo es sich um die Aufnahme von Nachfurchungszellen handelt. In Fig. 31 sehen wir eine solche Stelle gerade unterhalb der Primitivplatte.

Der zweite hierher gehörende Embryo wurde in Fig. 1, Taf. 1, von der Fläche gesehen, abgebildet und zeigt den Embryonalschild äusserlich schon besser ausgeprägt als bisher. Derselbe ist von ovaler Form und setzt sich nach hinten in die Primitivplatte fort, die zwar äusserlich die Gestalt eines Primitivstreifens zeigt, welche jedoch keineswegs für die wirkliche Form der Platte maassgebend ist. Als Primitivplatte bezeichne ich immer nur den Theil des Entoderms, der frei an die Oberfläche tritt, ohne vom Ektoderm bedeckt zu sein. Da nun bei allen Embryonen dieses Stadiums die ektodermfreie Oberfläche bei der Controle an Schnittserien annähernd eine Länge hat, die dem Breitendurchmesser gleichkommt, so kann die im Oberflächenbild längliche Form nur daher rühren, dass die seitlichen Theile der Primitivplatte in diesem Falle — und dasselbe gilt auch für die Figg. 2 und 3 — keine Erhebung der Oberfläche bedingen.

Der mediane Längsschnitt Fig. 32 wiederholt genau das Bild der Fig. 31, weshalb ich von einer genauern Beschreibung absehe. Erwähnt sei nur, dass die vordere und hintere Grenze der Primitivplatte

(bei  $y$  und  $z$ ) überaus deutlich waren, ebenso ein kurzer Kopffortsatz sowie die Anlage des prostomialen Mesoderms bereits nachweisbar war. Ein Fortschritt in der Entwicklung giebt sich weiter in der starken Abplattung des Ektoderms der Area intermedia ( $ai$ ) zu erkennen, die an den frühern Embryonen noch vermisst wurde.

Fassen wir die Beobachtungen über das erste Entwicklungsstadium von *Lacerta* zusammen, so ergibt sich, dass auch bei der *Lacerta* sich der Gastrulationsprocess aus zwei Phasen zusammensetzt. Die erste Phase, die sich als die Differenzirung der primären Keimblätter bezeichnen lässt, besteht darin, dass sich die oberflächlichen Zellen des Blastoderms — als Blastoderm bezeichne ich das gesamte Product der Furchung — epithelartig gruppiren. Diese Anordnung zu einem Epithel schreitet gegen eine im hintern Drittel der Keimscheibe gelegene Stelle vor, an der sie Halt macht. Diese Stelle, an der die Epithelbildung unterbleibt, ist die Primitivplatte. Hier bewahren die Zellen nach wie vor den Zusammenhang mit den tiefer gelegenen Furchungszellen.

Durch die beschriebene Differenzirung an der Keimscheibenoberfläche ist eine Scheidung der Blastodermzellen in die beiden primären Keimblätter eingetreten. Die oberflächliche Epithelschicht ist das Ektoderm; — der Dotter, sowie die tiefer gelegenen Zellen bilden das Entoderm, welches somit an der Primitivplatte als dem Blastoporus an die Oberfläche tritt. Je mehr der Cylinderepithelcharakter des Ektoderms sich ausprägt, um so bemerkbarer macht sich eine deutliche Grenze zwischen dem Ektoderm und der Primitivplatte. Zunächst tritt eine vordere Grenze auf, etwas später eine hintere Abgrenzung der Primitivplatte. Während bei der Schildkröte und dem Gecko der einheitliche Charakter des Entoderms lange deutlich erhalten wird, macht sich bei der Eidechse sehr früh eine Scheidung zwischen dem Dotter und dem zelligen Entoderm bemerkbar, eine Folge des früher, wenigstens im Embryonalbezirk, abgeschlossenen Nachfurchungsprocesses. Nichts desto weniger aber schnüren sich auch bei der Eidechse in der mittlern Keimscheibenregion noch während dieses ganzen Stadiums wenigstens vereinzelte Nachfurchungszellen vom Dotter ab, die, dem zelligen Entoderm sich anhängend, auf die Einheit des gesamten Entoderms hinweisen. Wie beim Gecko und der Schildkröte, jedoch viel früher, tritt auch hier eine vorübergehende Trennung des zelligen Entoderms in Urdarmblatt und Dotterblatt auf.

Die Primitivplatte zeigt nie eine so ausgeprägte Sichelgestalt, wie das im Anfangsstadium beim Gecko und der Schildkröte constatirt

wurde, indem bei der Eidechse Länge und Breite der Platte einander fast gleich sind. Höchstens kann man bei der Eidechse von einer sehr gedrunghenen Sichelform sprechen.

Die zweite Phase des Gastrulationsprocesses wird durch die Invagination des Materials der Primitivplatte charakterisirt, zunächst aber durch die Ausbildung eines soliden Kopffortsatzes eingeleitet, der in Fig. 31 und 32 bereits angelegt ist.

Das bis jetzt besprochene Stadium I stellt die bisher am dürftigsten bekannte Periode der Eidechsenentwicklung dar, weshalb ihr auch in dieser Abhandlung ein verhältnissmässig grosser Raum eingeräumt werden musste. Diese Lücke in unserer Kenntniss musste um so fühlbarer werden, als gerade dieses Stadium ausschlaggebend für die richtige Auffassung nicht nur der Primitivplatte, sondern des gesamten Gastrulationsvorganges ist. Wenn nun auch nach den Ergebnissen am Gecko und der Schildkröte für die Deutung der Primitivplatte kaum noch Zweifel bestehen konnten, so erschien es mir, besonders auch im Hinblick auf die einander widersprechenden Angaben von STRAHL und HOFFMANN, doch wünschenswerth, meine frühern Befunde gerade an dem Object zu prüfen, welches bisher fast ausschliesslich das Material zu den Arbeiten über Reptilienentwicklung geliefert hat.

Den allerfrühesten Zustand unmittelbar nach erfolgter Differenzirung des Ektoderms hat bisher Niemand zum Gegenstand eines eingehenden Studiums gemacht. Alle Autoren gehen über denselben mit so knappen Worten hinweg, dass man ihren dürftigen Angaben kaum ein besonderes Gewicht beimessen kann.

Bei STRAHL <sup>1)</sup> finde ich p. 256 nur folgende auf den frühesten Zustand der Keimblätter bezügliche Stelle: „Ob dieser Primitivstreifen zugleich unter Betheiligung des Entoderms entsteht, wird sich mit Sicherheit aus den mir bis jetzt vorliegenden Präparaten nicht entscheiden lassen. Der Gedanke hieran liegt allerdings insofern nahe, als vor der Bildung des Primitivstreifen an der Stelle dieses ein mehrschichtiges Entoderm vorhanden war, etc.“ Daraus scheint mir hervorzugehen, dass STRAHL als Ausgangsstadium eine Keimscheibe mit zwei völlig gesonderten Blättern annimmt, wie sie für die Vögel und Säuger beobachtet sind. Hätte der Autor in dieser Richtung wirklich eingehende Beobachtungen zur Verfügung gehabt, so würde er bei seiner sonstigen Sorgfalt sicher nicht verfehlt haben, dieselben speciell anzuführen.

1) H. STRAHL, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth. 1882.

Bei HOFFMANN <sup>1)</sup> heisst es p. 1880: „An der Peripherie besteht der Epiblast aus spindelförmigen Zellen, die nach der Mitte zu eine mehr hohe, unregelmässig-polygonale oder cylinderförmige Gestalt annehmen, gewöhnlich nur in einer einzigen Schicht angeordnet sind, hier und dort aber in zwei Lagen angetroffen werden. Die darunter gelegenen, mehr rundlichen und noch sehr dotterkörnchenreichen Furchungszellen bilden die Anlage des untern Keimblatts, des Entoderms oder des Hypoblasts.“ Hieraus und aus der fernern Angabe, dass die Primitivplatte als Ektodermverdickung angelegt wird, glaube ich wohl mit Sicherheit schliessen zu dürfen, dass Verf. stillschweigend die anfängliche Trennung von oberm und unterm Keimblatt voraussetzt.

Bei WELDON <sup>2)</sup>, dessen Abhandlung sich durch musterhafte Abbildungen, aber einen etwas mangelhaften Text auszeichnet, heisst es p. 135: „At the close of segmentation the blastoderm consists of a superficial layer of epiblast cells etc. Beneath the epiblast is an irregular sheet of lower layer cells etc.“ Ob beide Blätter völlig von einander gesondert sind oder an der Primitivplatte in Zusammenhang stehen, darüber erfahren wir nichts. Da die erste seiner Figuren ein Stadium wie meine Fig. 30 sehr treffend wiedergibt und von demselben ausdrücklich betont wird, dass in der Primitivplatte keine Trennung in zwei Keimblätter zu beobachten war, so darf man wohl annehmen, dass der Autor sich die Frage vorgelegt hat, ob dieser einheitliche Charakter der Primitivplatte ein ursprünglicher Zustand oder das Product der Verschmelzung zweier Anfangs getrennter Keimblätter sei. Da diese Frage aber gar nicht ausgesprochen resp. erörtert wird, so muss ich annehmen, dass dem Verf. Beobachtungen nach dieser Richtung hin fehlten.

Der einzige Autor, dem wir eine positive Angabe über den Zustand der Keimscheibe unmittelbar nach der Differenzirung der Keimblätter verdanken, ist WENCKEBACH <sup>3)</sup>. Aber auch bei ihm heisst es ganz kurz: „Das Resultat der Eifurchung bei *Lacerta agilis* ist eine deutliche zweiblättrige Keimscheibe.“ Hier liegt thatsächlich ein Gegensatz zu meinen Ergebnissen vor. Da jedoch keine Abbildungen

---

1) C. K. HOFFMANN, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 3, Reptilien, Leipzig 1890.

2) W. F. R. WELDON, Note on the early development of *Lacerta muralis*, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 23, 1883.

3) K. F. WENCKEBACH, Der Gastrulationsprocess bei *Lacerta agilis*, in: Anat. Anz. 1891.

dieses Stadiums gegeben werden, so sehe ich mich völlig ausser Lage, Kritik zu üben. Ich glaube aber nicht, diesem Satz WENCKEBACH's ein besonderes Gewicht beilegen zu sollen, da der Schwerpunkt seiner Schilderung lediglich in der Beschreibung der Invaginationsstadien liegt und dementsprechend auch seine Abbildungen erst mit einem Stadium beginnen, das meiner Fig. 34, Taf. 5 entspricht, alle frühern Entwicklungsstadien aber völlig übersprungen werden. So dient der widersprechende Satz gewissermaassen nur als Einleitung zu seinen Ausführungen.

Wenn LWOFF<sup>1)</sup> in der bereits erwähnten Arbeit, in der er den Nachweis zu erbringen sucht, dass bei allen Wirbelthieren vom Amphioxus an bis hinauf zu den Amnioten der Einstülpungsprocess keine Gastrulation darstelle und die obere Urdarmwand ektodermalen Ursprungs sei, entgegen meinen und MITSUKURI's Angaben für die Eidechse Anfangs zwei völlig gesonderte Keimblätter und eine ektodermale Entstehung der Primitivplatte annimmt, so stützt er sich hierbei, da ihm eigene Beobachtungen fehlen, lediglich auf den eben angeführten Ausspruch WENCKEBACH's. Da jedoch die Angabe dieses Autors sich durch meine Befunde nicht als richtig erwiesen hat, so ruht die LWOFF'sche Lehre für die Reptilien auf genau so schwachen Füßen wie für die übrigen Wirbelthiere.

Mit Sicherheit sind aus dieser ersten Entwicklungsperiode nur die mittlern und Endstadien genauer untersucht und beschrieben worden, für welche die citirten Arbeiten von STRAHL, HOFFMANN und WELDON in Betracht kommen.

STRAHL<sup>2)</sup>, dem wir in jeder Beziehung die eingehendsten Angaben verdanken, giebt zunächst in seiner fig. 1 eine Oberflächenansicht von einem jungen Embryo mit Primitivplatte, die als „Knopf“ bezeichnet wird. Diese Figur bedarf, worauf ich schon in meiner Gecko-Entwicklung hinwies, in so fern der Correctur, als die Primitivplatte nicht inmitten des Schildes, sondern am Hinterende, also ausserhalb desselben gelegen ist. Der Längsschnitt durch diesen Embryo deckt sich mit keiner der von mir gegebenen Figuren vollständig. Das Entoderm zeigt noch die Verhältnisse der Fig. 28, während die Primitivplatte wahrscheinlich in Folge stattgehabter Zellenvermehrung bereits Dimensionen zeigt, die an meine Fig. 33 aus dem nächsten

1) B. LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter etc., in: Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1894, No. 2.

2) H. STRAHL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Lacerta agilis*, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth. 1882.

Stadium erinnern, mit dem Unterschied, dass die Abspaltung eines secundären Entoderms noch nicht stattgefunden hat. Die Beschreibung, die STRAHL von der Primitivplatte giebt, ist völlig zutreffend; sie besteht nach ihm aus einer Summe polyedrischer Zellen, die eine Scheidung in einzelne Keimblätter nicht zulassen. Die Primitivplatte zeigt daher Verhältnisse, die mit Ausnahme der grössern Mächtigkeit mit meiner Fig. 30 übereinstimmen. Abgesehen aber von der richtigen Schilderung des Thatbestandes, ist die Deutung, die STRAHL demselben zu Theil werden lässt, eine vollständig irrige und, wie mir scheint, von der üblichen Darstellung der Hühnchenentwicklung stark beeinflusste. Trotz der von ihm selbst hervorgehobenen Unmöglichkeit, irgend welche Scheidung in bestimmte Schichten zu erkennen, glaubt er dennoch in der Primitivplatte alle drei Keimblätter als vorhanden annehmen zu müssen. Verständlich von seinem Standpunkte aus würde es mir sein, wenn er die oberen Zellen dem Ektoderm, die unteren dem Entoderm zurechnete; vollständig willkürlich jedoch erscheint es mir, wenn der Verf. die mittleren Zellen der Primitivplatte noch speciell als mesodermal bezeichnet, für welche Auffassung um so weniger Berechtigung vorliegt, als bei dem betreffenden Embryo die periphere Wucherung der Primitivplatte, die sich vorn in den Kopffortsatz, hinten und seitlich in das prostomiale Mesoderm umwandelt, noch nicht aufgetreten ist. Sehen wir aber von diesen Deutungen ab, so gebührt STRAHL das Verdienst, die thatsächlichen Verhältnisse der Primitivplatte zuerst in der Hauptsache richtig beschrieben und abgebildet zu haben.

Mit dieser Schilderung STRAHL's decken sich nun vollkommen die Befunde WELDON's<sup>1)</sup> an einem Stadium, das mit dem STRAHL'schen und meiner Fig. 30 gleichaltrig ist. Wichtig ist besonders, dass auch WELDON constatirt, dass die Primitivplatte aus einem durchaus einheitlichen Zellenmaterial besteht, das keine Scheidung in einzelne Blätter zulässt. Auf eine Deutung lässt sich der Verf. nicht ein, und so erfahren wir nichts über die Art, wie er sich das Zustandekommen dieser Primitivplatte denkt.

Hätten wir es in der Literatur nur mit den Angaben der eben berücksichtigten beiden Autoren zu thun, so wäre es wohl möglich gewesen, sich mit Hülfe derselben sowie der Erfahrungen am Gecko und den Schildkröten auch die Entstehung der Primitivplatte der

---

1) W. F. R. WELDON, Note on the early development of *Lacerta muralis* in: Quart. J. Micr. Sc., V. 23, 1883.

Eidechse zurecht zu legen. Allein durch die Angaben HOFFMANN's <sup>1)</sup> geräth die ganze Frage wieder in Verwirrung, so dass es ohne eigne Anschauung unmöglich würde, sich ein richtiges Urtheil zu bilden.

An der HOFFMANN'schen Darstellung habe ich zunächst die auffallend schematische Behandlung seiner Abbildungen auszusetzen, die es mir auch jetzt noch, nachdem ich eine recht grosse Zahl von ähnlichen Stadien bei Eidechsen, Schlangen und Schildkröten aus eigener Anschauung kennen gelernt habe, schwer macht, die Altersstufe seiner wichtigen Ausgangsfigur (fig. 1, tab. 142, l. c.) sicher zu beurtheilen. Diese zeigt die Primitivplatte entsprechend dem Texte als eine reine Epiblastverdickung, unter der das Entoderm, durch einen Zwischenraum getrennt, continuirlich hinwegzieht. Text und Abbildung widersprechen also den Angaben STRAHL's und WELDON's, die beide den Zusammenhang der Keimblätter in der Primitivplatte betonen. Wenn wir jedoch bedenken, dass HOFFMANN das Entoderm durch einen Spalt von der Primitivplatte getrennt findet — der übrigens künstlich sein muss, da auch nach thatsächlicher Abspaltung des secundären Entoderms dieses doch immer der Primitivplatte dicht angelagert ist — so kann hier wohl kaum ein Beobachtungsfehler vorliegen. Die betreffende Abbildung lässt sich dann aber nur so interpretiren, dass sie erst ein Folgestadium der Figuren STRAHL's und WELDON's darstellt, ein Stadium, welches etwa meinen Figg. 31 und 32 gleicht, in denen von der ursprünglich einheitlichen Primitivplatte das Dotterblatt sich abgespalten hat.

Indem nun aber HOFFMANN das erwähnte Stadium für ein jüngerer hält, lässt er die Primitivplatte, wie erwähnt, als eine reine Epiblastverdickung entstehen, die er nichts desto weniger als die erste Anlage des Blastoporus ansieht. Wie der Verf. beide Ansichten mit einander vereinigen konnte, ist mir unverständlich.

Im nächsten Entwicklungsstadium soll nun vor dieser nach ihm ektodermalen Primitivplatte eine Hypoblastverdickung auftreten und mit der ersteren verschmelzen. Obwohl auch dieser angebliche Verschmelzungsprocess durch zwei besondere Medianschnitte illustriert wird, so sind doch auch diese Abbildungen wieder so stark schematisirt, dass es ganz unmöglich ist, aus denselben Anhaltspunkte für die Ursache des Beobachtungsfehlers zu finden. Ich betone, dass bei keinem Autor, dem entsprechende Stadien vorgelegen haben, irgend

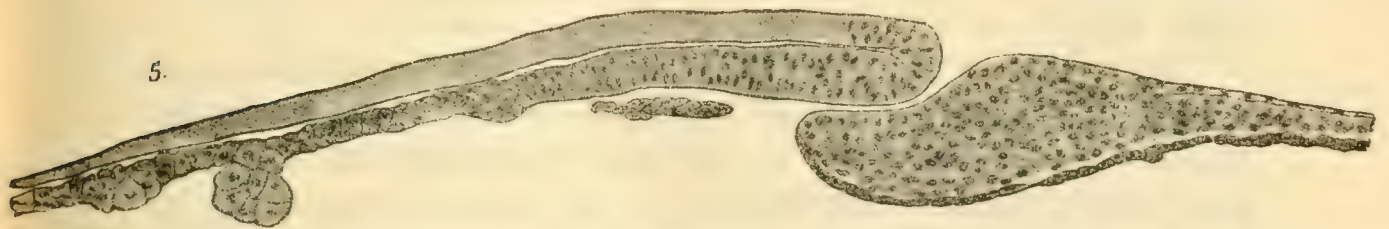
1) C. K. HOFFMANN, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 3, Reptilien, 1890.

Embryo von *Lacerta agilis*, an dem der Durchbruch bereits erfolgt ist, trotzdem der Urdarm offenbar die erwähnte Länge bei weitem noch nicht erreicht hat<sup>1)</sup>. Es kann sich hierbei nun entweder um eine Besonderheit von *L. agilis* handeln, oder aber, und das scheint mir wahrscheinlicher zu sein, um eine individuelle Variante. Kann nun aber der Durchbruch bei verschiedenen Embryonen bald etwas früher, bald später erfolgen, so müssen nothwendig die daraus sich ergebenden Längenunterschiede des Urdarms noch nach erfolgtem Durchbruch ausgeglichen werden.

In der That lässt sich durch Messungen nachweisen, dass die dorsale Wandung des Urdarms auch nach dem Durchbruch noch fortfährt sich auszudehnen und zu wachsen. Um noch nach dem Durchbruch des Urdarms die Ausdehnung des aus der dorsalen Urdarmwand hervorgegangenen primären Entoderms festzustellen, können zunächst erhalten gebliebene Reste der untern Urdarmwand benutzt werden, wie das beim Gecko von mir in ausgedehnter Weise geschehen ist. Bei der Eidechse habe ich jedoch Embryonen mit derartigen Anhaltspunkten nicht gefunden. Doch hat WENCKEBACH (cf. Holzschnitt Fig. H) einen solchen beschrieben, ohne jedoch Messungen

Fig. H.

5.



Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von *Lac. agilis* im V. Entwicklungsstadium, nach WENCKEBACH (copirt aus WENCKEBACH, in: Anat. Anz. 1891, p. 60): der Urdarm ist nach unten durchgebrochen, nur in der Mitte ist ein Rest der unteren Wandung erhalten geblieben.

desselben mitgetheilt zu haben. Ein anderer Anhaltspunkt für die Beurtheilung der Ausdehnung der obern Urdarmwand nach dem Durchbruch liegt in der verschiedenen histologischen Beschaffenheit dieses sowie des benachbarten secundären Entoderms. Schon an den Figuren 36 und 37 sahen wir, dass das secundäre Entoderm vor der Urdarmspitze durchweg aus grossen blasigen Zellen besteht, die in einfacher Schicht angeordnet sind, während die Wandungen des Urdarms selbst, also das primäre Entoderm, aus kleineren Elementen zusammenge-

1) Dieselbe beträgt nach WENCKEBACH 0,4 mm.

setzt sind, in denen man die grossen Vacuolen vermisst. In den meisten Fällen lässt sich mit Hülfe dieser Strukturverschiedenheiten die Stelle, an der die Verlöthung der Urdarmspitze mit dem secundären Entoderm stattgefunden hat, ziemlich genau bestimmen. Sie liegt in den Figg. 37 u. 40, Taf. 6 u. 7 an dem mit einem \* bezeichneten Punkte. Auch an den beiden von WENCKEBACH abgebildeten Längsschnitten No. 5 u. 6 lässt sich diese Verlöthungsstelle noch ziemlich deutlich erkennen, obwohl die Zeichnungen offenbar ohne besondere Rücksicht auf diesen Punkt angefertigt sind und die zinkographische Reproduction ebenfalls für die vorliegende Frage keine geeignete war. Hat man nur Querschnitte zur Verfügung, so lässt sich ausserdem noch die axiale Verdickung der obern Urdarmwand (von mir beim Gecko als Mittelplatte bezeichnet im Gegensatz zu der Bezeichnung „Chordaverdickung“ der Autoren, weil sie nur zum Theil in die Chorda übergeht) zu Hülfe ziehen. Wenn ich z. B. für einen Embryo aus dem VII. Stadium finde, dass die axiale Verdickung deutlich bis zum 54. Schnitt vor der Urmundlippe abgesetzt ist, dann aber allmählich sich auszugleichen beginnt, so dass aber noch auf dem 69. Schnitt immer die Mitte sich durch ein höheres Cylinder-epithel von den Seitentheilen abhebt, so muss die obere Urdarmwand eine Länge von mindestens 0,69 mm (Schnittdicke  $\frac{1}{100}$  mm) erreicht haben.

Da nun ferner die einzelnen Embryonen Grössenunterschiede aufweisen, so sind die gefundenen Längenwerthe nur relative, die erst Bedeutung gewinnen, wenn wir sie zusammenstellen mit der Länge jenes Abschnittes des Schildes, der vor der vordern Urmundlippe gelegen ist. Da mit dem Einbetten des Embryos eine Schrumpfung desselben verbunden ist, so müssen auch diese letztern Messungen an Schnitten gewonnen werden.

Die nach vorstehenden Principien ausgeführten Messungen ergaben nun folgende Annäherungswerthe:

Altersstufe	Species	Abbildungen	Länge der obern Urdarm- wand	Länge des Schildes vor der vordern Urmundlippe
IV	<i>L. viridis</i> Ser. 15	Fig. 6 u. 36	0,60 mm	
V	<i>L. viridis</i> Ser. 13	Fig. 7 u. 37	0,66 mm	1,07 mm
VI	<i>L. viridis</i> Ser. 12		0,68 mm	0,93 mm

Altersstufe	Species	Abbildungen	Länge der obern Urdarm- wand	Länge des Schildes vor der vordern Urmundlippe
VI	<i>L. lilfordi</i> Ser. 8	Fig. 8	0,7 mm	1,17 mm
VI	<i>L. viridis</i> Ser. 14	Fig. 40	0,7 mm	0,89 mm
VII	<i>L. lilfordi</i> Ser. 9.	Fig. 9 u. 41	0,72 mm	0,82 mm
VII	<i>L. lilfordi</i> Ser. 10	Fig. 10 u. 42	0,79 mm	0,86 mm
VIII	<i>L. muralis</i> Ser. 14	Fig. 11	0,66 mm	0,68 mm

Aus dieser Tabelle, welche nur Minimalwerthe verzeichnet, folgt, dass nach dem Durchbruch die obere Urdarmwand sich selbständig auszudehnen fortfährt, so dass sie im VII. und VIII. Stadium nahezu die vordere Grenze des Embryos erreicht.

Zu dem gleichen Resultat kommt man nun auch hinsichtlich der Breitenausdehnung des primären Entoderms der dorsalen Urdarmwand nach erfolgtem Durchbruch, nur dass wir für diese in der Insertionsstelle des gastraln Mesoderms noch einen weitem und zwar viel sichrern Anhaltspunkt besitzen.

Zum Verständniss meiner Beweisführung ist es nothwendig, einiges über die Mesodermbildung vorzuschicken, auf welche ich jedoch ausführlich erst in einer spätern Abhandlung zurückkommen werde.

Ich habe für den Gecko gezeigt, dass die erste Anlage des gastraln Mesoderms aus den soliden Seitenflügeln (Seitenplatte des Urdarms) hervorgeht (*sp* im Holzschnitt Fig. J, I). Nach dem Durchbruch erscheinen diese Anlagen (*mgr* in Fig. J, I, II) als paarige Wucherungen an der Stelle des Entoderms, an der die Verlöthung von secundärem und primärem Entoderm stattgefunden hat. Die Insertionsstelle dieser Mesodermanlage bezeichnet also mit Sicherheit die seitliche Ausdehnung des Urdarmlumens. Der weitere Verlauf des Processes der Mesodermbildung, der durch die Figg. IV u. V erläutert wird, besteht darin, dass sich secundär an dieser Insertionsstelle eine Falte erhebt, die gegen die Chorda vorwächst und den grössten Theil der dorsalen Urdarmwand (die gesammte Zwischenplatte (*zp*) unterwächst, so dass dadurch das Stadium V erreicht wird, in dem die Zwischenplatte zur Somatopleura, das obere Blatt der vorwachsenden Falte zur Splanchnopleura des Mesoderms umgewandelt ist. Die Insertionsstelle des Mesoderms, die ursprünglich

durch eine grosse Strecke von der Chordaanlage getrennt war, hat sich in Folge des Vorwachsens der Falte mehr und mehr gegen die Medianebene verschoben. Da die Anlage des Mesoderms eine Hervor-

Fig., J. I—V.

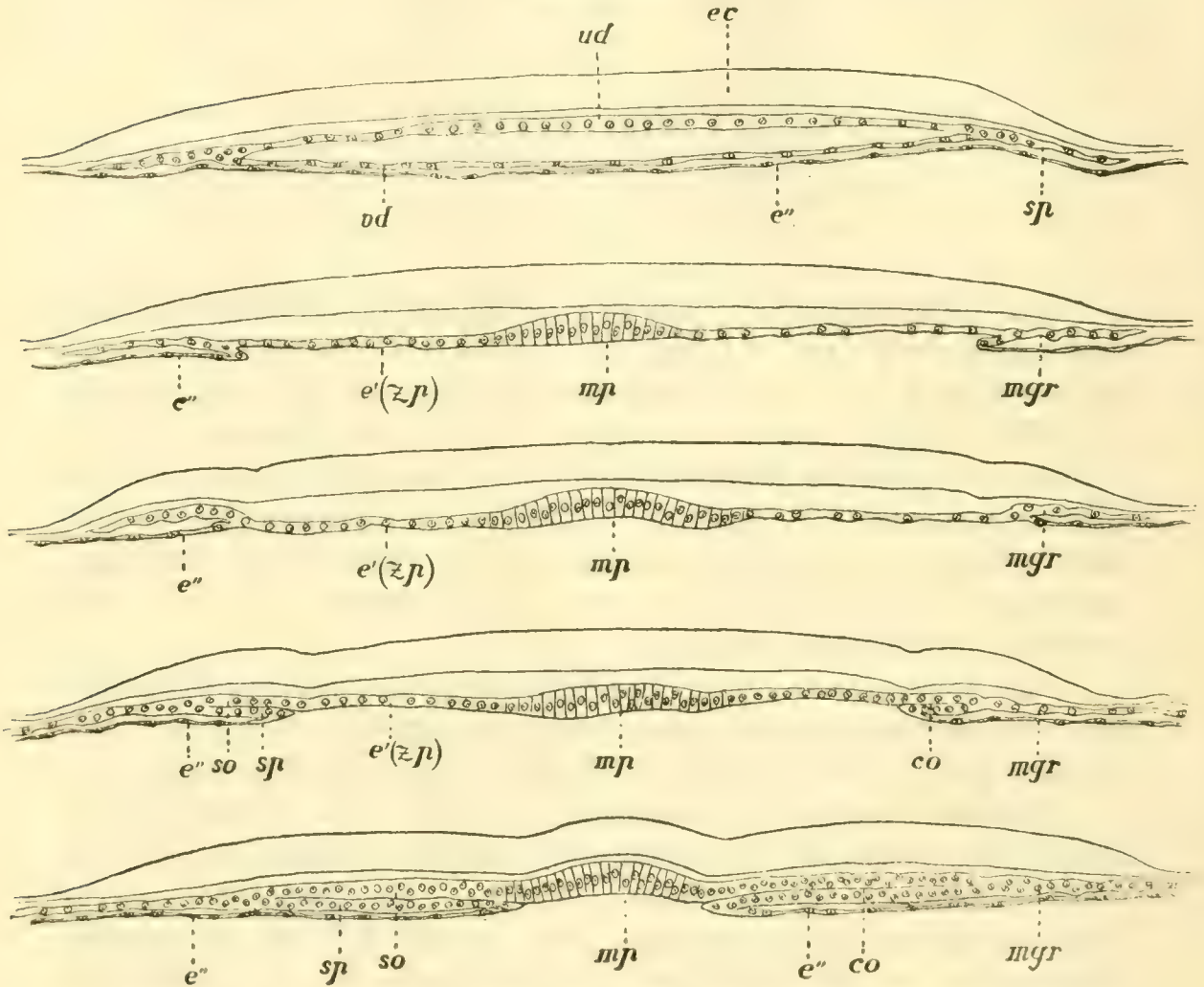
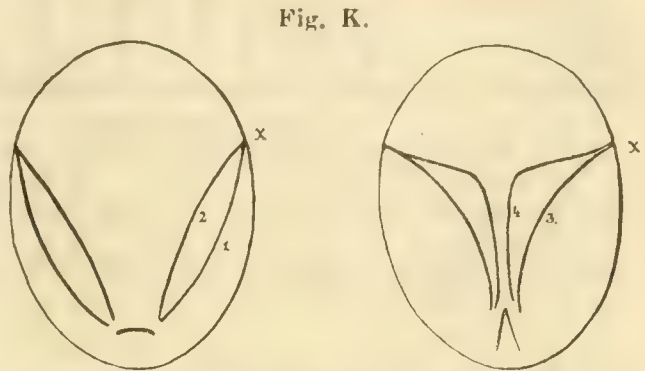


Fig. J, I—V. Querschnitte durch die vordere Urdarmregion des Geckos auf fünf verschiedenen Entwicklungsstadien. *ec* Ektoderm, *ud* obere, *vd* ventrale Urdarmwand, *e*, Urdarmblatt, *e''*, Dotterblatt des Entoderms, *sp* solide Seitenplatte des Urdarms, welche die erste Anlage des gastralen Mesoderms darstellt, *mp* Mittelplatte, *mp* Zwischenplatte der dorsalen Urdarmwand, *mgr* gastrales Mesoderm, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des Mesoderms, *co* Cölomspalt. Aus: L. WILL, Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Reptilien I.

wölbung der Schildoberfläche, die äussern Mesodermplatten, bedingt, so müssen auch diese bei ihrer Ausbreitung nach der Mitte zu eine Reihe von typischen Oberflächenbildern erzeugen, die schematisch in den Textfiguren K dargestellt sind. Man erkennt die inneren Grenzen der Mesodermplatten auf vier verschiedenen Wachstumsstadien und bemerkt, dass dieselben Anfangs weit aus einander liegen, allmählich

sich aber der Mitte nähern, doch so, dass sie stets nach vorn stark divergiren.

Fig. K. Schematische Darstellung des Wachstums der gastraln Mesodermplatten beim Gecko. Die Linien 1, 2, 3, 4 bedeuten die jeweilige Lage der innern Grenzen der Mesodermplatten auf den vier dargestellten Stadien. Bei x liegt die Spitze der Mesodermplatten. Aus: L. WILL, Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Reptilien I.



Genau dieselben Oberflächenbilder bemerken wir nun auch bei der Eidechse, wie die Figg. 9, 10 u. 11 illustriren, die zwar nicht in die Anfangsstadien der Mesodermbildung fallen, doch deutlich zeigen, dass die Insertionslinien des Mesoderms nach vorn stark divergiren, dass der Abstand derselben nach vorn ein sehr beträchtlicher wird und die Bildung des Mesoderms sich in ähnlicher Weise vollziehen muss wie beim Gecko. Leider zeigt die Fig. 8, welche im Anfang der Bildung des gastraln Mesoderms steht, das Oberflächenrelief nicht ausgeprägt, doch beweisen die Querschnitte, dass hier die Mesodermplatten noch mehr divergiren, dass also auch bei der Eidechse im Lauf der Entwicklung ein Vordringen der Mesodermplatten gegen die Medianebene zu constatiren ist. An anderer Stelle gedenke ich eine grössere Serie von Querschnitten durch diese wichtigen Stadien zu reproduciren, hier begnüge ich mich damit, nur von den beiden in Fig. 9 u. 10 abgebildeten Embryonen Querschnitte durch die vordersten Theile der Mesodermplatten vorzuführen, um damit zu zeigen, dass auch bei der Eidechse in der mittlern Schildregion die erste Anlage des gastraln Mesoderms (*mgr*) in sehr weiter Entfernung von der Medianebene nahe den seitlichen Grenzen des Schildes entspringt und folglich auch das Urdarmlumen eine entsprechende Breitenausdehnung gehabt haben muss.

Um einen sichern Anhaltspunkt für die Breitenzunahme des Urdarms zu gewinnen, lasse ich auch hier einige Maasse folgen.

Bei dem in Fig. 37 abgebildeten Embryo (*L. viridis*) mit eben durchgebrochenem Urdarm beträgt die Breite desselben im Mittel nur 0,21 mm.

Die Breitenmaasse für die übrigen Embryonen stelle ich in folgender Tabelle zusammen :

Altersstufe	Species	Abbildung	Breite der obern Urdarmwand in mm ausgedrückt auf folgenden vor der Urmundlippe gelegenen Querschnitten:									
			15. Schn.	17. Schn.	20. Schn.	27. Schn.	38. Schn.	41. Schn.	50. Schn.	57. Schn.	59. Schn.	60. Schn.
VI	<i>L. lilfordi</i>	Fig. 8	mm	mm	mm	Mesoderm reicht bis zum 20. Schnitt						
	Ser. 8	u.	0,077	0,27	0,44	mm	mm	mm	Mesoderm reicht bis zum			
VII	<i>L. lilfordi</i>	Fig. 9	0,12		0,13	0,38	0,46	0,60	41. Schnitt			
	Ser. 9	u.							mm	mm	mm	mm
VII	<i>L. lilfordi</i>	Fig. 10	0,11	0,11	0,09	0,13	0,38	0,47	0,51	0,76	0,79	0,88
	Ser. 10	u.					Mesoderm reicht bis zum 60. Schnitt					

Aus der Tabelle geht hervor:

1) dass die Mesodermplatten Anfangs sehr kurz sind, später aber nach vorn sich ausdehnen; in Ser. 8 reichen sie bis zum 20., in Ser. 9 bis zum 41. und in Ser. 10 bis zum 60. Schnitt;

2) dass die Mesodermplatten Anfangs sehr stark divergiren, sich später aber der Mittellinie nähern; in No. 8 sind sie auf dem 20. Schnitt 0,44 mm, in No. 9 auf demselben Schnitt nur 0,13 mm, in No. 10 sogar nur noch 0,09 mm von einander entfernt:

3) dass die Mesodermplatten auf sämtlichen Stadien nach vorn stark divergiren; an ihrer vordern Spitze, wo wir stets den jüngsten Zustand der Mesodermbildung antreffen und ihre Entfernung von einander der ursprünglichen Urdarmbreite gleichkommt, beträgt diese bei No. 8 44 mm, bei No. 9 0,60 mm, bei No. 10 0,88 mm.

Wenn wir mit diesen Werthen die Durchschnittsbreite von 0,21 mm bei dem noch im Durchbruch befindlichen Embryo der Fig. 37 vergleichen, so ergibt sich ohne Weiteres, dass die dorsale Urdarmwand nach dem Durchbruch auch in der Breite sich noch so beträchtlich ausgedehnt hat, dass dieselbe, wie die Figg. 41 u. 42 noch deutlicher als die Zahlen zeigen, an der Spitze der Mesodermplatten fast der Schildbreite gleichkommt.

Wenn demnach bei der Eidechse, anders als beim Gecko, der Urdarm noch vor Erreichung seiner definitiven Länge und Breite nach unten durchbricht, so wächst doch die dorsale Urdarmwand selbständig genau in derselben Weise weiter wie vor dem Durchbruch. Dank dieses Umstandes kann sich die Bildung des gastraln Mesoderms genau in derselben Weise wie beim Gecko abspielen.

## 2. Die Umwandlungen der Primitivplatte und die Bildung der Primitivrinne.

Wie beim Gecko und der Schildkröte haben wir im ersten Capitel auch bei der Eidechse die Primitivplatte als diejenige Stelle der Blastodermoberfläche kennen gelernt, an der die Differenzirung eines äussern Keimblatts unterblieb und der continuirliche Zusammenhang mit den tiefern Furchungszellen, dem Entoderm, sich erhielt. Es ist wohl ohne Weiteres klar, dass im Moment der Differenzirung des Ektoderms der Gegensatz zwischen beiden primären Keimblättern noch ein verhältnissmässig geringer ist. Derselbe tritt jedoch um so mehr hervor, je weitere Fortschritte die Charakterisirung des äussern Blattes macht. Die Zellen des letztern gruppiren sich immer regelmässiger zu einem Cylinderepithel, und Theilungen vollziehen sich vorzugsweise in der Fläche. Da nun die Elemente der Primitivplatte und aller tiefern Furchungszellen auf ihrem ursprünglichen Zustand rundlicher oder polyedrischer Zellen verharren, so hört damit ein Uebergang von Ektoderm und Primitivplatte von selbst auf, und man kann daher schon zu sehr früher Zeit (Fig. 28 b) an vielen Schnitten mit Sicherheit feststellen, wo die Primitivplatte beginnt und das Ektoderm aufhört. Stets sieht man dagegen den Zusammenhang von Primitivplatte und Entoderm gewahrt, der vielfach noch besonders dadurch angezeigt wird, dass man die Zellenreihen des untern Blattes direct in die Primitivplatte aufsteigen sieht (Fig. 28 b, 29, 30). Treten sodann innerhalb der Primitivplatte Zellenvermehrungen auf, so spielen sich dieselben nicht in der Fläche ab, wie innerhalb des Ektoderms, sondern geben zur Entstehung einer Anhäufung polyedrischer Zellen Veranlassung, Vorgänge, die die Grenze zwischen Schild und Primitivplatte nur noch deutlicher machen. In manchen Fällen wird diese Grenzregion noch dadurch dem Auge näher gerückt, dass das Ektoderm des Schildes sich gegen die Primitivplatte stark verjüngt (z. B. Fig. 33) — einen besonders klaren Fall dieser Art habe ich in meiner Abhandlung über *Cistudo* in fig. 13 b abgebildet — oder dass die Cylinderzellen des hintern Schildrandes sich in besonders auffallender Weise gruppiren, z. B. sich, wie in Fig. 30 u. 32, senkrecht zur Primitivplatte stellen, so dass sich damit die Elemente des Schildes in sehr vollkommener Weise von denen der Primitivplatte sondern lassen und ein Uebergang beider Anlagen in einander von selbst ausgeschlossen wird.

Diese deutliche Abgrenzung der Zellen der Primitivplatte von denen des ektodermalen Schildes einerseits sowie anderseits der innige

Zusammenhang derselben mit dem blattartigen Theil des Entoderms veranlassten mich, die Elemente der Primitivplatte nach erfolgter Constituirung des Ektoderms als Entoderm aufzufassen und die Primitivplatte selbst als den Blastoporus einer epibolischen Gastrula anzusprechen, an dem das Entoderm zu Tage tritt. Die umgebenden Ektodermränder stellen die Lippen dieses Blastoporus dar, welche nun im weitem Verlauf der Gastrulation die Primitivplatte mehr und mehr überwachsen und so deren Form und Umfang stark beeinflussen. Stets bezeichne ich nur den noch nicht überwachsenen Theil des Blastoporus als Primitivplatte.

Gehen wir nach diesen Bemerkungen nun dazu über, die Formveränderungen der Primitivplatte etwas näher ins Auge zu fassen.

Beim Gecko sowohl als auch bei der Schildkröte hatte die Primitivplatte bei ihrem ersten Auftreten die Form einer Sichel, die mit ihrer Concavität den Hinterrand des Schildes umfasste. Beim Gecko war dieselbe 0,5 mm breit und 0,18 mm lang, bei der Schildkröte, entsprechend den grössern Dimensionen des Schildes, maass sie sogar 1,2 mm in der Breite gegenüber einer Länge von nur 0,36 mm. In beiden Fällen überwog die Breitenausdehnung die Länge um etwa das Dreifache.

Das ist nun bei der Eidechse in so fern anders, als bei dieser die Breitenausdehnung der Primitivplatte bei ihrem ersten Auftreten die Längenausdehnung nur um ein Geringes übertrifft.

Bei zwei Embryonen aus dem Stadium I, die eine genauere Messung an Schnitten zuließen, notirte ich folgende Maasse:

Alters- stufe	Embryo	Ab- bildung	Breite der Primitivplatte	Länge derselben
I	<i>L. muralis</i> No. 29	Fig. 30	0,45 mm	0,43 mm
I	„ „ „ 27	Fig. 31	0,32 mm	0,25 mm

Von einer so ausgeprägten Sichelform wie bei den vorhin erwähnten Reptilien kann daher bei *Lacerta* nicht wohl gesprochen werden; wenn wir jedoch bedenken, dass, abgesehen von der geringern Breitenausdehnung, die Verhältnisse sonst die gleichen sind, indem auch hier die Primitivplatte sich dem bogenförmig gekrümmten Hinterrand des Schildes eng anlegt und daher an ihrem Vorderrande eine entsprechende Concavität besitzen muss, so kann man, wenn man für die Eidechse diesen Begriff aufrecht erhalten will, immerhin von einer gedrungenen Sichelform sprechen.

Beim Gecko trat nun noch während des I. Stadiums eine auf-

fallende Gestaltveränderung der Primitivplatte ein, die sich, indem die Sichelhörner vom Ektoderm überwachsen wurden und sie selbst gleichzeitig in die Länge auswuchs, in eine rundliche Platte umwandelte, deren beide Durchmesser einander ziemlich gleich kamen, wie die vier letzten Embryonen der beistehenden Tabelle beweisen.

Ausdehnung der Primitivplatte beim Gecko während des I. Stadiums:

Embryo	Breite der Primitivplatte	Länge der Primitivplatte
No. 158	0,5 mm	0,18 mm
No. 122	0,44 mm	0,21 mm
No. 123	0,37 mm	0,19 mm
No. 108	0,287 mm	0,28—0,29 mm
No. 112	0,323 mm	0,35 mm
No. 120	0,359 mm	0,40—0,45 mm
No. 121	ca. 0,25 mm	0,25 mm

Die Eidechse verhält sich jedoch auch in dieser Beziehung etwas anders, indem bei ihr das Eigenwachsthum der Primitivplatte bis zum Ende des zweiten Stadiums (cf. die untere Tabelle) ziemlich gleichen Schritt mit der fortdauernden Ueberwachsung von Seiten des Ektoderms hält, so dass sie in der Mehrzahl der Fälle nicht nur ihre Flächenausdehnung, sondern auch das Verhältniss ihrer Breite zur Länge annähernd bewahrt. In den beiden Embryonen aus dem vierten und fünften Stadium beträgt die Breite der Primitivplatte ungefähr das Doppelte ihrer Länge, doch lassen sich diese beiden Embryonen nicht gut beurtheilen, weil sie von *Lac. viridis* stammen und von dieser mir die jüngern Stadien fehlen.

Altersstufe	Embryo	Abbildung	Breite der Primitivplatte	Länge der Primitivplatte
II	<i>L. muralis</i> No. 30	Fig. 35	0,36 mm	ca. 0,30 mm
II	<i>L. lilfordi</i> No. 2	Fig. 2	0,36 mm	„ 0,31 mm
II	„ „ No. 3	Fig. 3, 34	0,24 mm	„ 0,16 mm
II	„ „ No. 1	Fig. 4	0,29 mm	„ 0,20 mm
IV	<i>L. viridis</i> No. 15	Fig. 6, 36	mindestens 0,30 mm	„ 0,17 mm
V	„ „ No. 13	Fig. 7, 37	ca. 0,40 mm	„ 0,19 mm

Einen Embryo von *L. muralis* (No. 25, Fig. 5 u. 33) habe ich nicht in die obige Tabelle aufgenommen, weil er in Bezug auf die Längenausdehnung der Primitivplatte eine ganz auffallende Ausnahme bildete. Am ganzen Alkoholpräparat gemessen, betrug die Länge der Primitivplatte 0,65 mm, am Schnittpräparat 0,5 mm. Wenn auch letztere Zahl für die Vergleichung hier allein in Betracht kommen

kann, so ist sie doch gegenüber allen übrigen Embryonen so hoch, dass sie eine besondere Erklärung finden muss, die weiter unten im Zusammenhang mit andern Thatsachen erfolgen wird. Einstweilen können wir diesen Ausnahmefall unberücksichtigt lassen.

Nachdem beim Gecko während des I. Stadiums die Primitivplatte etwa um das Doppelte an Länge zugenommen hat, nimmt sie mit dem Auftreten der Invagination wieder ab, um im III. und V. Stadium auf 0,13 mm, ja in einem Falle auf 0,096 mm Länge herabzusinken. Da diese Abnahme durch den Verbrauch an Zellenmateriel für die

Länge der Primitivplatte beim Gecko

Stadium	III	Embryo No.	155	Länge der Primitivplatte	0,13 mm
"	V	"	153	"	0,13 mm
"	V	"	149	"	0,096 mm
"	IX	"	10	"	0,25 mm
"	VIII	"	163	"	0,34 mm

Bildung der Urdarmeinstülpung sich erklärt, so ist es verständlich, dass nach dem Aufhören dieses starken Verbrauchs, also namentlich nach erfolgtem Durchbruch und nachdem das Material des erhalten gebliebenen Theils der untern Urdarmwand wieder in die Primitivplatte zurückgetreten ist, wiederum eine Verlängerung der Primitivplatte zu constatiren ist. Als Maximallänge der Primitivplatte wurde beim Gecko im VIII. Stadium an 0,34 mm constatirt, eine Zahl, die auch von den meisten ältern Embryonen ganz oder nahezu erreicht würde.

Diese Schwankungen in der Länge der ektodermfreien Primitivplatte fallen nun für die Eidechse auch für die spätern Stadien hin-

Altersstufe	Embryo	Abbildung	Breite der Primitivplatte <sup>1)</sup>	Länge der Primitivplatte
VI	<i>L. lilfordi</i> No. 8	Fig. 8	ca. 0,17 mm	0,22 mm
VII	" " " 9	" 9	" 0,13 "	0,18 "
VII	" " " 10	" 10	" 0,07 "	0,20 "
VIII	<i>L. muralis</i> Nr. 14	" 12, 43	" 0,15 "	0,24 "
XI	" " " 7	" 44	" 0,12 "	0,22 "
XII	" " " 15	" 14, 45	" 0,08 "	0,25 "
XII	" " " 17	" 18	" ?	0,22 "
XII	" " " 11	" 16	" 0,103 "	0,28 "

weg. Wenn wir uns in beistehender Tabelle die Längenmaasse der Primitivplatte während der späteren Stadien ansehen, so constatiren wir, dass noch auf dem XII. Stadium die Länge derselben annähernd die gleiche geblieben ist wie auf dem I. u. II. Stadium (cf. die Tab. S. 56 u. 57).

1) Die Breite der Primitivplatte wurde stets an dem mittlern Querschnitt gemessen.

Da auch bei der Eidechse ebenso wie beim Gecko innerhalb der Primitivplatte eine rege Zellenmehrung stattfindet, die zur Bildung eines langen Primitivstreifs führen müsste, wenn nicht das Zellenmaterial alsbald zur Bildung des Urdarms verbraucht würde, so geht aus den gegebenen Messungen hervor, dass bei der Eidechse Zellenverbrauch und -Ersatz innerhalb der Primitivplatte sich in so vollkommener Weise ausgleichen, dass dadurch Längendifferenzen der an die Oberfläche tretenden Primitivplatte in ziemlich vollkommenem Grade vermieden werden. Die auffallende Länge der Primitivplatte des einen Embryos (*L. muralis* No. 25), von dem S. 57 die Rede war, erklärt sich hiernach einfach dadurch, dass bei diesem die Invagination beträchtlich im Rückstande geblieben ist, so dass die andauernde Zellenmehrung innerhalb der Primitivplatte zu einer umfangreichen Längenzunahme der letzteren führen konnte.

Auch hinsichtlich der Breitenabnahme der Primitivplatte machen sich zeitliche Unterschiede zwischen dem Gecko und der Eidechse bemerkbar. Während eine solche bei ersterem schon im I. Stadium (vgl. die Tabelle S. 57) zu bemerken war, tritt sie bei der Eidechse erst mit dem Durchbruch des Urdarms ein (vgl. d. Tab. auf S. 58 unten). Auch hier liegt die Ursache, wie auf den entsprechenden Stadien beim Gecko in der allmählichen Ueberwachsung der Primitivplatte von den Seiten her, die Hand in Hand geht mit der gleich zu betrachtenden Bildung der Primitivrinne sowie der Ausdehnung der Invagination auf die Seitentheile der Primitivplatte (vgl. die Querschnitte und Taf. 7).

In Folge dessen überwiegt vom VI. Stadium an die Längenausdehnung der Primitivplatte, so dass wir diese von nun an als Primitivstreif bezeichnen können. Wie die Tabelle S. 58 unten zeigt, nimmt jedoch die Breite des Primitivstreifs mit jedem Stadium noch weiterhin ab, bis es schliesslich zu einer vollständigen Ueberwachsung desselben von den Seiten her kommt und damit der Primitivstreif etwa im XVI. Stadium überhaupt von der Oberfläche verschwindet.

Was nun die Lagebeziehung der Primitivplatte zum Embryonal-schilde anlangt, so konnte bei allen bisher von mir untersuchten Reptilien constatirt werden, dass die Primitivplatte, die Anfangs am Hinterrande des Schildes, also ausserhalb desselben gelegen war, sehr bald in den Schild hinein rückt, so dass sie alsdann ausser vorn auch seitlich von dem hohen Cylinderepithel desselben begrenzt wird. Dieselbe Erscheinung lernten wir auch im zweiten Capitel dieser Abhandlung von der Eidechse kennen (vgl. Fig. 1—5 Taf. 1), bei der sie sich vor oder während des ersten Auftretens der Urdarmdelle

vollzieht. Es handelt sich hierbei, worauf ich schon in meiner letzten Arbeit hinwies, um eine bei den Amnioten weitverbreitete Erscheinung. Ausser bei den Vögeln kommt sie auch bei den Säugethieren vor, wie das besonders aus der Arbeit KEIBEL's <sup>1)</sup> über die Entwicklung des Schweines hervorgeht.

Bei dem Gecko, bei dem die Längenzunahme der Primitivplatte zur Zeit der Verlagerung derselben intensiv hervortrat, konnte diese Längenzunahme vorzugsweise zur Erklärung herangezogen werden, indem man sich recht wohl vorstellen konnte, wie in Folge derselben die Primitivplatte mechanisch in den Schild vorgetrieben wird. Eine gleich wichtige Rolle muss auch dieses Eigenwachsthum des Primitivstreifens bei den Säugern bei demselben Vorgang spielen. Allein das Beispiel der Eidechse zeigt, dass dieser eine Factor noch nicht zur Erklärung genügt.

Zwar müssen wir auch bei *Lacerta* jeder Zeit eine rege Zellenvermehrung innerhalb der Primitivplatte constatiren, allein trotzdem kommt es nicht zu einer nennenswerthen Längenzunahme der ektodermfreien Oberfläche derselben, weil jeder Zuwachs sofort durch eine entsprechende Ueberwachsung von Seiten des Ektoderms ausgeglichen wird. Da nun neben dem Eigenwachsthum der Primitivplatte oder, richtiger, neben der andauernden Zellenwucherung innerhalb der Primitivplatte, die Epibolie der wichtigste Vorgang ist, die vereint die Embryonalgegend der Keimscheibe vor dem Einsetzen der Invagination beherrschen, so liegt es nahe, beide Vorgänge gemeinsam für die Verlängerung der Primitivplatte bei den Amnioten verantwortlich zu machen.

Für die Eidechse denke ich mir das Zusammenwirken beider Vorgänge in folgender, durch das Schema Fig. L 1 erläuterten Weise.

Nehmen wir der Einfachheit halber die Primitivplatte, die in dem Schema durch die Linie I umschrieben wird, kreisrund an, so liegt im Ausgangsstadium der Embryonalschild vor derselben, angedeutet durch die Linie 1. Nun finden innerhalb der Primitivplatte Vermehrungsvorgänge statt, in Folge dessen sie an Umfang zunehmen muss und zwar, wie aus der späteren Bildung des Kopffortsatzes geschlossen werden muss, nach vorn stärker als nach hinten und den Seiten. Würden keine andern Vorgänge mit spielen, so müsste die ganze um die schräge schraffierte Partie vergrösserte Primitivplatte

1) F. KEIBEL, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domestica*) in: *Morph. Arbeiten*, V. 3, 1893.

ihre oberflächliche Lage bewahren und durch die Linie *b* begrenzt werden. Nun bewirkt aber der zweite in Frage kommende Vorgang, die Epibolie, dass die Primitivplatte annähernd in demselben Grade vom Ektoderm überwachsen wird, wie die Primitivplatte sich vergrößert

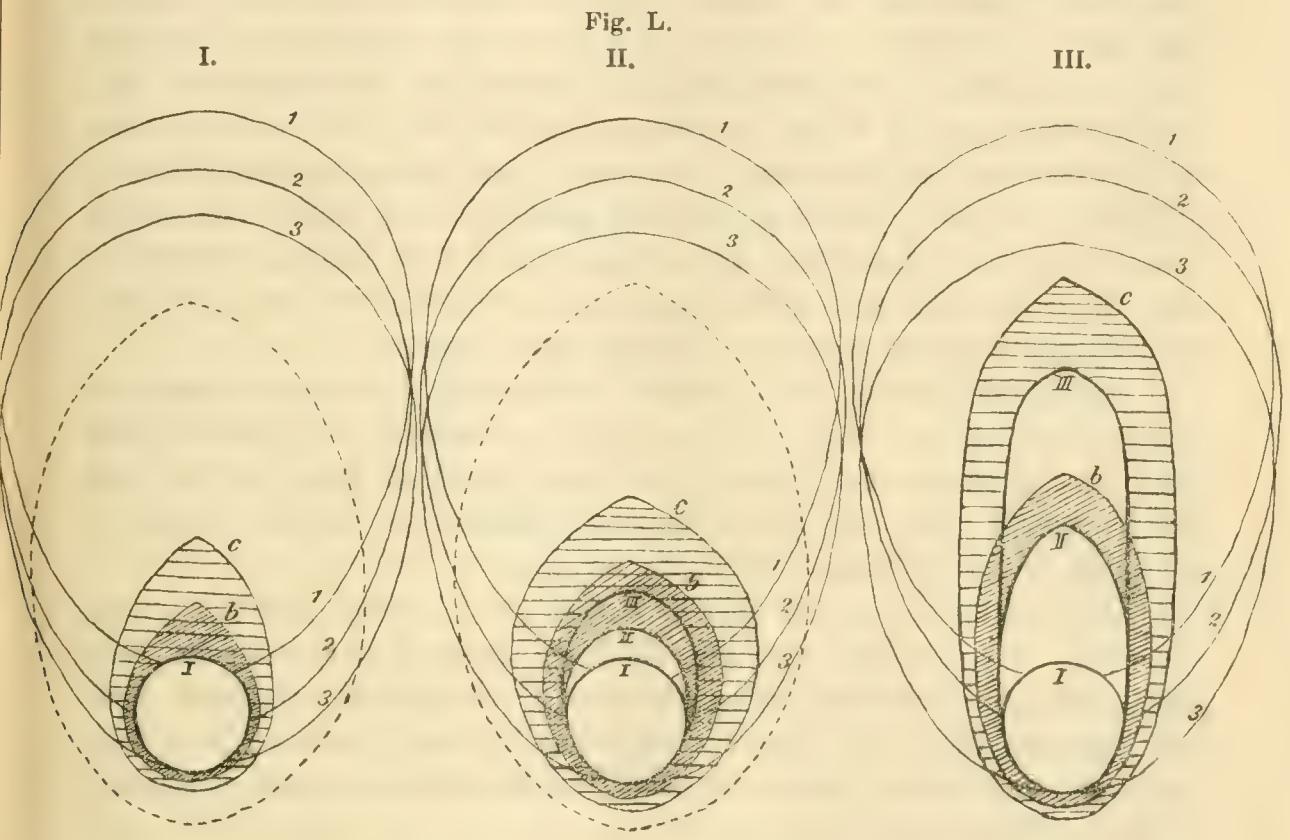


Fig. L, I—III. Schemata zur Erläuterung des Wachstums und der Verlagerung der Primitivplatte bei den Amnioten. I. *Lacerta*, II. *Platydictylus*, III. Säuger.

hat. Da hierbei die vordere Lippe des Blastoporus, oder mit andern Worten, der hintere mediane Theil des Schildrandes den Weg von *b* bis *I* zurücklegen muss, so wird dadurch eine Gesamtverschiebung des Schildes gegen die Primitivplatte um das Stück *b—I* bewirkt. In Folge dessen wird nunmehr der Schildcontur durch die Linie 2 bezeichnet, und die Primitivplatte ist damit bereits ein Stück in den Schild hineingerückt. Gleichzeitig ist durch diese Epibolie die überwachsene schraffierte Region der Primitivplatte vorn zur Anlage eines Kopffortsatzes, hinten zur Anlage des prostomialen Mesoderms geworden, während die Primitivplatte selbst ihre ursprüngliche Grösse behalten hat. Vergrößert sich die Primitivplatte abermals um die Zone von *b—c*, so wird sie in entsprechendem Grade wiederum überwachsen; der Schild rückt an die Stelle der Linie 3; der Kopffortsatz besteht nunmehr aus der gesamten quer schraffirten Zone (von *I—c*),

und die freie Oberfläche, die wiederum ihre ursprüngliche Ausdehnung bewahrt hat, ist nunmehr vollständig in den Schild hineingerückt.

Um von vorn herein Missverständnissen zu begegnen, möchte ich betonen, dass ich im Vorigen keineswegs glaube, die schwierige Frage des Wachstums und der Verlagerung der Primitivplatte definitiv gelöst zu haben. Vielmehr sehe ich darin nichts als einen ersten Versuch, den ich graphisch dargestellt habe, einerseits, um selbst über die fraglichen Vorgänge ins Klare zu kommen, andererseits um der bessernden Kritik sichere Angriffspunkte zu bieten. Um die vorliegenden Fragen definitiv zu lösen, wird es, darüber gebe ich mich keiner Täuschung hin, noch vieler sorgfältiger Beobachtungen an verschiedenen Amnioten, vor allen Dingen aber des Experiments bedürfen, für das allerdings die Amnioten recht schwer zugänglich sein dürften.

Wenn ich jedoch mit meiner Vorstellung von dem Zusammenwirken der beiden Principien, des Eigenwachstums der Primitivplatte und der continuirlichen Epibolie, auf dem richtigen Wege bin, so muss sie natürlich auch die abweichenden Verhältnisse anderer Reptilien, ja sämtlicher Amnioten erläutern können.

Wenden wir uns zu diesem Zweck noch einmal dem Gecko zu, der sich, wie erwähnt, von der Eidechse dadurch unterscheidet, dass bei ihm die äusserlich hervortretende Primitivplatte während ihrer Verlagerung nicht auf demselben Umfang verharret, sondern an Länge zunimmt und damit schon während dieser Zeit in einen länglichen Primitivstreifen übergeht.

Auf den Gecko bezieht sich das Schema Fig. L II. Gehen wir auch hier der Einfachheit wegen von einer Anfangs kreisrunden Primitivplatte aus (*I*), an welche nach vorn der durch die Linie 1 bezeichnete Schild stösst. Die Zellen der Primitivplatte vermehren sich nun ebenfalls, und würde das gesammte Material seine oberflächliche Lage behalten, so würde die Primitivplatte einen Umfang haben, der durch die Linie *b* angedeutet wird. Allein auch hier tritt nun eine allseitig gegen die Primitivplatte gerichtete Epibolie ein, die beim Gecko aber mit dem Längenwachsthum der Primitivplatte nicht gleichen Schritt hält, sondern dahinter zurückbleibt. Die vordere Urmundlippe rückt daher nicht von *b* bis *I* vor, sondern nur bis *II*. Die Primitivplatte hat daher um die Zone *I—II* an äusserer Oberfläche gewonnen. Der ganze Schild hat sich damit gleichzeitig um die Strecke *b—II* nach hinten verschoben, und seine Lage wird jetzt durch die Linie 2 bezeichnet. Die Primitivplatte selbst ist hierdurch zur Hälfte in den Schild vorgedrungen. Vermehrt sich das Zellenmaterial der Primitiv-

platte abermals um eine Zone  $b-c$ , so bleibt die Epibolie wiederum hinter der Zuwachszone zurück; die vordere Urmundlippe rückt statt bis zu *II* nur bis *III* vor, und es resultirt ein länglicher Primitivstreif, der nunmehr schon in ganzer Ausdehnung dem Schilde (Linie 3) eingelagert ist. Der überwachsene Theil des Primitivstreifs (Kopffortsatz und prostomiales Mesoderm) wird auf diesem Stadium durch die querschraffierte Zone *III*— $c$  dargestellt.

Bleibt nun die Epibolie noch mehr hinter dem Wachsthum der Primitivplatte zurück, so gelangen wir zu Verhältnissen, wie sie das Schema Fig. L *III* ausdrückt und ungefähr für die Säuger und Vögel zutreffen dürfte. Gegenüber der starken Zellenvermehrung innerhalb der Primitivplatte verläuft die Epibolie so langsam, dass auf der zweiten angenommenen Entwicklungsphase nur die Strecke  $b-II$  überwachsen und zum Kopffortsatz geworden ist. Ist der Primitivstreifen damit schon im *II*. Stadium bedeutend länger als beim Gecko, so ist das auf dem *III*. Stadium in noch erhöhtem Maasse der Fall; er ist jetzt zu einem langen Streifen (*III*) geworden, der fast den ganzen Embryonschild von vorn nach hinten durchsetzt und der sich nach vorn in einen kurzen Kopffortsatz (die querschraffierte Zone *III*— $c$ ) fortsetzt.

Im weitem Verlaufe dieser Vorgänge gehen nun Reptilien und höhere Amnioten etwas aus einander. Bei letztern nähern sich schon während des Auswachsens des Primitivstreifens die seitlichen Ränder derselben sehr stark, so dass es unter gleichzeitigem Erscheinen der Primitivrinne zu einer immer vollständigeren Ueberwachsung des Primitivstreifens von den Seiten her kommt. Da vorn jedoch die seitlichen Ektodermränder früher zusammenstossen als hinten, so findet hier die Ueberwachsung früher statt, und es erfolgt durch diese Epibolie eine fortschreitende Verlängerung des freien Kopffortsatzes unter gleichzeitiger Verkürzung des Primitivstreifens und der Primitivrinne.

Bei den Reptilien aber hört das Wachsthum der Primitivplatte nun mit dem Stadium *III*, das wir in den drei schematischen Figuren angenommen haben, noch nicht auf, allein, und das ist besonders charakteristisch für die Reptilien, das vermehrte Zellenmaterial der Primitivplatte hat keine Zeit, eine oberflächliche Lage einzunehmen und einen so langen Primitivstreifen zu bilden wie bei den höhern Amnioten, weil schon sehr früh, eben nachdem die Verlagerung der Primitivplatte stattgefunden oder erst zum Theil vollzogen ist, die bekannte Invagination auftritt und jede Verlängerung der Primitivstreifenoberfläche verhindert, indem sämmtlicher Zellenzuwachs sofort nach unten in die

Einstülpung verdrängt wird. Trotz der Kürze des Primitivstreifens wird dennoch, dank der Invagination, bei den Reptilien ein ebenso langer Kopffortsatz oder Urdarm gebildet wie beim Säuger, wie das im Schema durch die punktirte Linie angedeutet ist. Würde die Einstülpung nicht in dieser Weise Schritt halten mit der fortschreitenden Zellenvermehrung innerhalb der Primitivplatte, so würde auch beim Reptil dieses vermehrte Zellenmaterial eine Zeit lang eine oberflächliche Lage annehmen können, und es würde damit zur Ausbildung eines ebenso langen Primitivstreifens kommen wie beim Säuger und Vogel. Tritt dann die Invagination auf, so würde dadurch übereinstimmend mit dem Verhalten der letztern wiederum eine Verkürzung des Primitivstreifens eintreten müssen, die zu einer entsprechenden Verlängerung des freien Urdarms führen müsste.

Erst nach der völligen Ausbildung des Urdarms kommt es dann auch bei den Reptilien zu einer Ueberwachsung der freien Oberfläche der Primitivplatte von den Seiten her unter gleichzeitiger Ausbildung einer Primitivrinne, wie ich bereits für den Gecko gezeigt habe und wir es für die Eidechse gleich sehen werden.

Wenn KEIBEL in der bereits citirten Arbeit über die Entwicklung des Schweins glaubt, dass sich seine Befunde gut mit der Concrescenztheorie in Uebereinstimmung bringen lassen, so liegt in den vorstehenden Erörterungen der Schlüssel zu der Uebertragung dieser Lehre auch auf die Reptilien, zumal die Vorgänge, die sich im Bereich der Primitivplatte mit dem Schluss der Primitivrinne und der Wanderung des *Canalis neurentericus* nach hinten abspielen, durchaus im Sinne der Concrescenztheorie aufgefasst werden können.

Von äusserstem Interesse sind jene auf der Oberfläche der Primitivplatte sich abspielenden Vorgänge, welche zur definitiven Ueberwachsung derselben sowie zur Bildung einer Primitivrinne hinführen. Wir wollen bei ihrer Schilderung zuerst die äusseren Verhältnisse ins Auge fassen, um dann zur Betrachtung von Querschnitten überzugehen.

Wir haben gesehen, dass die Invaginationsöffnung, möge sie nun als kreisrunde Delle oder, wie in andern Fällen, von vorn herein als quere Spalte aufgetreten sein, während des III. bis VI. Stadiums (Fig. 6 u. 7, Taf. 1) stets die Form einer queren Spalte annimmt, deren Breite allerdings in ziemlich hohem Grade variirt. Wie beim Gecko aber bahnt sich mit dem VI. Stadium (Fig. 8, 9, 10, Taf. 1) eine leichte Krümmung der Spalte nach hinten an, womit gleichzeitig, wie die Schnitte zeigen werden, die Invagination sich allmählich, wenn auch in rudimentärer Form, auf die Seitentheile der Primitivplatte

eine Andeutung solcher Vorgänge in Wort oder Bild zu finden ist. dass auch meine sämtlichen Embryonen aus dem Stadium I und II nichts Aehnliches erkennen lassen.

Aus der HOFFMANN'schen Darstellung würde folgen, dass die Urdarmeinstülpung, die auch nach ihm im Primitivstreifen eintritt, Anfangs von ektodermalen Wandungen gebildet würde. Erst in dem Grade, als die Einstülpung in den entodermalen Kopffortsatz eindringt, könnte sich das Entoderm an der Umgrenzung des Urdarm-lumens betheiligen. Entsprechend dieser Darstellung könnte natürlich die Chorda nur, soweit sie aus dem Kopffortsatz (seiner Hypoblast-verdickung) hervorgeht, als Entoderm angesehen werden, während der aus dem Primitivstreifen hervorgehende Abschnitt derselben ektodermalen Ursprungs wäre. Unbekümmert aber um die Consequenzen seiner Schilderung stellt Verf. den Satz auf: „Aus dem unteren Keimblatt entwickelt sich die Chorda dorsalis und der Urdarm“ und glaubt sich somit im schönsten Einklang mit den Schilderungen der Gastrulationsvorgänge der Anamnia.

## 2. Beginn der Gastrulaeinstülpung (Stadium II).

Wir haben bei der Betrachtung der Entwicklung von *Platydictylus* gesehen, dass der Beginn der Einstülpung der Zeit nach kleinen Schwankungen unterliegt und die Gestalt der Invaginationsstelle durchaus abhängig von der jeweiligen Form der Primitivplatte ist, auf der sie erscheint. Hat die letztere zur Zeit der Einstülpung noch ihre Sichelgestalt, so zeigt die Einstülpungsöffnung die Form einer Sichelrinne. Tritt dagegen die Invagination erst ein, nachdem die Sichel sich durch Ueberwachsung ihrer Hörner in eine rundliche Primitivplatte umgewandelt hat, so tritt uns die eingestülpte Partie als eine rundliche Delle entgegen.

Während wir nun beim Gecko beide Formen der Einstülpung neben einander beobachten, so ist dagegen bei der Eidechse die dellenförmige Invagination, wenn auch nicht der einzige Modus, so doch die Regel geworden.

Nur ganz ausnahmsweise tritt die Einstülpung bei der Eidechse von Anfang an in Gestalt einer queren Spalte auf, die einen Vergleich mit der Sichelrinne der Geckotiden und Schildkröten zulässt. Zwar bin ich in Betreff des Seite 25 geschilderten Embryos nicht ganz sicher, ob bei der Oberflächenbetrachtung nicht eine Täuschung untergelaufen ist, jedoch in einem anderen Falle ist jeder Zweifel ausgeschlossen. Derselbe betrifft einen Embryo, von dem ich in Fig. 35

Taf. 6 einen medianen Längsschnitt abgebildet habe. Der Schild dieses Embryos besass an seinem hintern Ende eine quere Spalte, die ca. 0,3 mm breit war, welche Ausdehnung sich auch bei der Controle an der Schnittserie als richtig erwies. Da ich den Embryo bei dem Studium des Oberflächenbildes für älter hielt, so habe ich mich leider nur mit einer flüchtigen Bleistiftskizze begnügt, die zur Reproduction nicht geeignet ist. Wie der Schnitt zeigt, handelt es sich hier um ein Anfangsstadium des Invaginationsprocesses, das ich nur in der Weise deuten kann, dass die Invagination von vorn herein als eine quere Spalte aufgetreten ist, die mit der Sichelrinne der übrigen Reptilien zu vergleichen ist. Dass hier etwa ein Stadium mit dellenförmiger Einstülpung vorausgegangen sei, halte ich für ausgeschlossen, weil in den Fällen, wo die Invagination thatsächlich von einer Delle ihren Ausgang nimmt, die Verbreiterung derselben zu einer queren Spalte sehr langsam vor sich geht, so dass bei diesen frühestens im vierten Stadium (cf. Fig. 6, 7) eine ähnliche Urmundform erzielt wird.

Wenn daher bei der Eidechse auch gelegentlich die UrdarmEinstülpung von einer queren, spaltförmigen Einsenkung, die der Sichelrinne der übrigen Reptilien an die Seite zu stellen ist, ihren Ausgang nimmt, so ist es doch hier durchaus als die Regel zu bezeichnen, dass sich die Einsenkung in Gestalt einer seichten, erst allmählich sich erweiternden Delle anbahnt.

Die Figuren 2, 3 und 4 erläutern dieses, für die Eidechse als typisch anzusehende Verhalten in lückenloser Reihe. Fig. 2 ist das directe Folgestadium der vorigen Figur, von dieser nur durch das Auftreten eines seichten Grübchens am Vorderende der Primitivplatte unterschieden, das nach hinten in eine allmählich auslaufende, noch seichtere Längsrinne sich fortsetzt. In Fig. 3 hat die Urdarmdelle eine bestimmtere Form angenommen und ist gleichzeitig etwas tiefer geworden. Die Delle zeigt eine schärfer abgesetzte quere Vorderlippe, während sie nach hinten allmählich sich verflacht und schmaler wird. In Folge der Verbreiterung der Vorderlippe hat die Urdarmdelle die Gestalt eines Dreiecks angenommen, dessen Basis von der Vorderlippe gebildet wird und dessen Spitze medianwärts nach hinten gerichtet ist. Noch tiefer und breiter ist die Delle in Fig. 4 geworden, in der gleichzeitig die dreieckige Form der Urmundöffnung wieder in den Hintergrund getreten ist, wenngleich noch eine Andeutung derselben deutlich erkennbar ist <sup>1)</sup>.

1) Wenn auch dieser Anfangs dreieckigen Form der Urdarmdelle kaum eine besondere Bedeutung zuzuschreiben ist, so möchte ich doch

Sowohl beim Gecko wie bei der Schildkröte beobachteten wir die wichtige Erscheinung, dass die Primitivplatte, die Anfangs ganz ausserhalb des Schildes lag und diesen nur an seinem Hinterrande begrenzte, allmählich so in den Schild hineinwächst, dass sie schliesslich ausser vorn auch an den Seiten vom Ektoderm des Schildes umfasst wird. Ueber den Modus, wie diese Verlängerung der Primitivplatte bei den Reptilien zu Stande kommt, soll im letzten Abschnitt eingehend gehandelt werden.

Genau dieselbe Lageveränderung constatiren wir nun auch an der Primitivplatte der Eidechse. Während sie in Fig. 1, Taf. 1 noch ganz ausserhalb des Schildes lag und, äusserlich betrachtet, als ein Anhang des Schildes erschien, ist sie in den Figg. 2 und 3 schon in dem Grade in den Schild hineingerückt, dass sie in ihrer vorderen Hälfte auch seitlich vom Schildektoderm begrenzt wird. In Fig. 4 ist diese Verlagerung noch weiter gediehen, bis sie in Fig. 5, in der die Primitivplatte vollständig in den Schild hineingerückt hat, ihren Abschluss erreicht hat. Dieser letztere Embryo ist übrigens in Bezug auf die Urdarmdelle etwas zurückgeblieben, so dass er in dieser Beziehung etwa mit Fig. 2 sich decken würde.

Da die Längsschnitte im Wesentlichen stets dasselbe zeigen, begnüge ich mich mit der Vorführung zweier Schnittbilder. Das erste derselben (Fig. 33) stellt einen medianen Längsschnitt der eben besprochenen Fig. 5 dar und schliesst sich so unmittelbar an die frühere Fig. 32 an, dass ich nur wenige Worte der Erläuterung hinzuzufügen habe. Das Hauptinteresse nimmt die ausserordentlich lange Primitivplatte in Anspruch, die von *y* bis *z* reicht und an beiden Stellen deutliche Abgrenzungen aufweist. Die Urdarmdelle ist noch sehr flach, und von ihr aus lassen sich innerhalb der Primitivplatte besondere Zellenzüge erkennen, durch deren Verlauf nach vorn bereits die künftige Richtung der Einstülpung angedeutet wird. Die Ausbildung des Kopffortsatzes sowie des prostomialen Mesoderms hat dagegen kaum nennenswerthe Fortschritte gemacht. Das secundäre Entoderm ist nach vorn nur in Umrissen angedeutet worden, aus denen aber schon hervorgeht, dass sein Charakter noch keine Veränderung erfahren hat und die Aufnahme von Nachfurchungszellen noch fort dauert. Unterhalb der Primitivplatte war das secundäre

---

erwähnen, dass ich sie in einem Falle auch beim Gecko, und zwar besonders scharf ausgeprägt, antraf und in fig. 7, tab. 2 der betreffenden Abhandlung abbildete.

Entoderm nur vorn und hinten als besondere Schicht nachzuweisen, so dass also die Scheidung des unteren Keimblattes in die beiden Entodermabschnitte anscheinend noch nicht völlig durchgeführt ist.

Ganz ähnlich war ein Schnitt durch Fig. 2, nur dass sich hier das Dotterblatt als wohl gesonderte Zellschicht im ganzen Bereich der Primitivplatte von dieser deutlich abgrenzte.

Ein sagittaler Längsschnitt durch Fig. 3 findet sich in Fig. 34 abgebildet und bestätigt die aus dem Oberflächenbilde bereits erkannte Vertiefung der Urdarmdelle. Im Uebrigen sind aber die Verhältnisse die gleichen, bis auf eine ansehnliche Längenzunahme des Kopffortsatzes (*kf*) sowie des prostomialen Mesoderms (*mpr*). Die Ausdehnung des letzteren dürfte jedoch kaum ausschliesslich auf eignes Wachstum resp. Wucherungsvorgänge innerhalb der Primitivplatte zu setzen sein, sondern es deutet vielmehr die weite Ausdehnung des niedrigen Ektoderms der Area intermedia (*ai*) über die Primitivplatte darauf hin, dass die letztere von hinten her vom Ektoderm überwachsen worden ist.

Zum Schluss führe ich noch einen Medianschnitt durch jenen Seite 34 besprochenen Embryo vor, bei dem sich die Urdarmeinstülpung von vorn herein in Gestalt einer queren, der Sichelrinne vergleichbaren Spalte angelegt hatte.

Der mediane, in Fig. 35 abgebildete Längsschnitt durch diesen Embryo gleicht, abgesehen von der grösseren Tiefe der Einstülpung durchaus den zuletzt besprochenen. Die Grenzen der Primitivplatte gegen das Ektoderm sind vorn und hinten deutlich, nur erstreckt sich das Ektoderm der Area intermedia von hinten her noch nicht so weit über die Primitivplatte, und ragt deshalb auch das prostomiale Mesoderm noch nicht so weit nach hinten zwischen beide primären Keimblätter wie in Fig. 34. Das secundäre Entoderm ist angelegt und bildet unter der gesammten Embryonalanlage ein einschichtiges Blatt, abgesehen von den durch den Eintritt von Nachfurchungszellen bedingten Ausnahmen. Unterhalb der Primitivplatte ist die Grenze zwischen Dotterblatt und primärem Entoderm an manchen Stellen noch nicht nachweisbar, so dass vielleicht hier der Abspaltungsprocess des Dotterblatts noch ebenso im Rückstande sich befindet wie in Fig. 33. Die Oberfläche des Dotters ist in der Region der Area intermedia und des Schildes durchweg glatt, was auch für die übrigen Embryonen dieser Periode gilt, und beschränkt sich der Nachfurchungsprocess lediglich auf den breiten Keimwall. Immerhin finden sich, wie unser Bild zeigt, innerhalb der subgerminalen Höhle, wenn auch sehr ver-

einzelnt, noch einige wenige isolirt liegende Nachfurchungszellen. Derartige verspätete Nachfurchungszellen fallen zum Theil wenigstens, worauf ich schon vorhin hinwies, dem Zerfall anheim. Neben solchen mit noch normalen Kernen findet man andere mit offenbar degenerirten Kernen. Als solchen fasse ich beispielsweise auch den einen der beiden abgebildeten Nachfurchungszellen auf, der eine unregelmässige Oberfläche besass und in zahlreiche Unterabtheilungen getheilt schien, deren jede mit einem Nucleolus versehen war. Für einen solchen Zerfall von Nachfurchungszellen spricht ferner, dass sich, wie bereits erwähnt, in der subgerminalen Höhle vielfach, so auch in der vorliegenden Figur, die Reste solcher zerfallenen Nachfurchungszellen erkennen lassen. Dieselben erschienen im vorliegenden Falle in Form unregelmässiger, matt gefärbter und verschwommener Massen, die man zuerst für Niederschläge aus der subgerminalen Flüssigkeit halten möchte, bei genauerm Zusehen aber aus kleinen, sich nur noch schwach roth tingirenden und veränderten Dotterkügelchen bestehen, die noch genau die netzartige Gruppierung zeigen wie im Dotter selbst. Zwischen den feinen Kügelchen findet man hie und da auch Gruppen gröberer Körnchen, die noch wenig verändert sind, und ferner hie und da Gebilde, die bei Anwendung von Eosin-Hämatoxylin sich blau färben und die ich wegen ihres übrigen Verhaltens für Kernreste halte.

Der Dotter ist immer noch reich an Kernen, sowohl in der Region des Keimwalls, den ich jedoch nicht am vorliegenden Embryo untersuchen konnte, sowie unterhalb der Area intermedia und des Schildes. Hier jedoch wie noch bei einem andern Embryo zeigten die Kerne auch in der letztern Region vielfach kleine Plasmahöfe, die früher an gleicher Stelle nicht beobachtet wurden. Es scheint diese Erscheinung auf die Dotter assimilirende Thätigkeit der Kerne hinzuweisen. Die Kerne selbst zeigen noch dieselbe unregelmässige Gestalt wie früher, doch wurden die grossen Formen mit Ausnahme des Keimwalls vermisst. Gleichzeitig liessen die meisten nicht mehr das vorhin beschriebene zierliche Kernnetz erkennen, sondern zeigten die verschiedensten Grade von Verklumpung der chromatischen Substanz.

---

Die soeben besprochenen Entwicklungsstadien sind bereits wesentlich häufiger zur Untersuchung gekommen als diejenigen der ersten Periode.

Von den STRAHL'schen Abbildungen gehören die figg. 9 und 9a hierher, welche Längsschnitte durch eine Primitivplatte mit dellen-

förmiger Einstülpung wiedergeben, von den WELDON'schen Zeichnungen die fig. 2, welche einen Längsschnitt durch ein ähnliches Stadium darstellt. Trotz der sonst sehr getreuen Wiedergabe der thatsächlichen Verhältnisse vermisste ich jedoch bei beiden Autoren die Abgrenzung des Dotterblatts von der Primitivplatte, die doch zu dieser Zeit bereits eingetreten ist, so dass in dieser Beziehung die betreffenden Figuren nicht als correct angesehen werden können.

Von den HOFFMANN'schen Zeichnungen würde die fig. 3, tab. 142 in dieses Entwicklungsstadium fallen. Dieselbe giebt aber, entsprechend dem, was ich bereits im vorigen Capitel über die HOFFMANN'schen Bilder gesagt habe, den Sachverhalt direct unrichtig wider. Der betreffende Schnitt steht etwa in der Mitte zwischen meinen Figuren 33 und 35 und stellt die Primitivplatte mit ihrer Einstülpung nach wie vor als Ektodermverdickung dar. Ein Kopffortsatz ist bereits vorhanden, aber als solcher nicht erkannt. Vielmehr lässt HOFFMANN denselben durch eine deutliche Grenze von der Primitivplatte getrennt sein und fasst ihn als eine Verdickung des vor der Primitivplatte gelegenen Hypoblasts auf, die erst secundär mit der letztern verschmelzen soll. Da nun nach allen Autoren und meinen eigenen Beobachtungen der Kopffortsatz übereinstimmend als eine Wucherung von Seiten der Primitivplatte erkannt wurde, von einer Grenze zwischen Kopffortsatz und Primitivplatte bei keinem Reptil auch nur die geringste Andeutung wahrnehmbar ist, so muss es sich wohl bei den HOFFMANN'schen Präparaten um einen künstlichen Riss gehandelt haben, der durch die Conservirung oder Schnittführung erzeugt wurde.

Die einzige wirklich correcte Abbildung treffen wir in der citirten Mittheilung WENCKEBACH's in fig. 1 dargestellt. Sie giebt einen medianen Längsschnitt wieder, der sich fast vollständig mit meiner Fig. 34 deckt.

Auch H. VIRCHOW<sup>1)</sup> verdanken wir in seiner Arbeit über das Dotterorgan der Wirbelthiere die Abbildung eines Medianschnitts durch einen Embryo dieses Stadiums, der im Ganzen meiner Fig. 35 gleicht. Obwohl die Zeichnung, die nur als Uebersichtsbild zu dienen bestimmt ist, in ziemlich kleinem Maasstabe gehalten ist, sind doch alle wesentlichen Verhältnisse richtig zur Darstellung gekommen. Nur in einem Punkte kann ich den Verf. nicht bestätigen. Er behauptet, dass die Spitze des Kopffortsatzes von Anfang an mit dem Dotter-

1) H. VIRCHOW, Das Dotterorgan der Wirbelthiere (Fortsetzung), in: Arch. Mikr. Anat., V. 40, 1892.

blatt in Verbindung bleibe. Das widerspricht nicht nur meinen eignen Beobachtungen, sondern auch denen WENCKEBACH's.

### 3. Die Einstülpung nimmt die Richtung nach vorn. (Stadium III).

Aus diesem Stadium liegen mir selbst keine Embryonen vor, weshalb ich mich an dieser Stelle mit einer Besprechung der auf dasselbe sich beziehenden Literaturangaben beschränken muss, die uns übrigens völligen Aufschluss zu geben im Stande sind.

Vor allen Dingen kommen hier die neuesten Mittheilungen WENCKEBACH's<sup>1)</sup> in Betracht, der die betreffenden Stadien in Text und Figur so richtig wiedergiebt, dass dadurch in vollkommenster Weise die Lücke in meinem Material ausgefüllt wird. Die beiden von mir in den Figg. D u. E copirten Abbildungen WENCKEBACH's schliessen sich so unmittelbar an meine Fig. 34, Taf. 4 an, dass zu ihrer Erläuterung wenig zu sagen übrig bleibt.

Fig. D.



Fig. E.

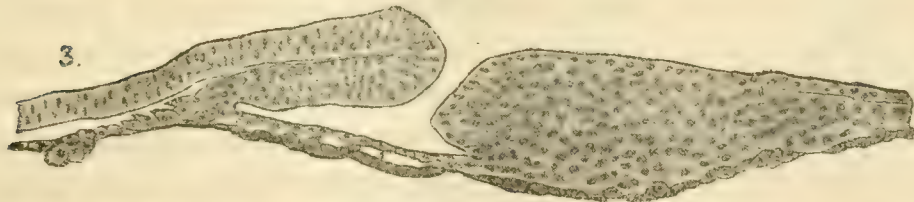


Fig. D u. E. Mediane Längsschnitte durch zwei Embryonen von *Lac. agilis* nach WENCKEBACH (copirt aus WENCKEBACH, in: Anat. Anz., 1891, p. 59).

Bereits in Fig. D ist die Invagination tiefer geworden und hat deutlich die Richtung nach vorn eingeschlagen. Gleichzeitig ist der Kopffortsatz länger geworden und liegt, wie ich das auch an der Hand der Fig. 34, Taf. 4 geschildert habe, völlig frei in dem Zwischenraum zwischen Ektoderm und Dotterblatt. Letzteres aber geht nach wie vor als continuirliche selbständige Schicht unter der ganzen Embryonalanlage hinweg. Fig. E unterscheidet sich von der eben besprochenen

1) K. F. WENCKEBACH, Der Gastrulationsprocess bei *Lacerta agilis*, in: Anat. Anz., Jahrg. 6, 1891.

nur durch die grössere Ausdehnung der Urdarmhöhle, gleichzeitig aber ist hier die Urdarmspitze mit dem secundären Entoderm verlöthet, eine Erscheinung, die bei allen Reptilien früher oder später eintritt. Als Besonderheit zeigt hier der Urdarm noch eine kleine, nach hinten gerichtete Aussackung, die nach WENCKEBACH constant, aber sehr schmal sein soll, von der auf einem etwas ältern Stadium nach seinen Figuren sich noch ein kleines Rudiment erhalten hat. Eine Deutung erfährt dieses Divertikel nicht; ich möchte dasselbe für eine Zufälligkeit halten, da ich weder auf dem unmittelbar vorhergehenden, noch auf dem nächsten Stadium eine Andeutung desselben entdecken konnte.

Auch HOFFMANN giebt in BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs einen Längsschnitt durch ein solches Stadium (fig. 4 auf tab. 142), die im Allgemeinen als richtig zu bezeichnen ist, wenngleich vor der Einstülpung die Grenze zwischen secundärem und primärem Entoderm nicht sichtbar ist, was sich aber aus seiner bereits erörterten, irrthümlichen Auffassung des Gastrulationsprocesses erklären lässt.

In dieses Stadium gehört ebenfalls höchst wahrscheinlich fig. 14, tab. 2 KUPFFER's <sup>1)</sup>, nicht so aber desselben Autors fig. 15, die zwar die Einstülpung in gleicher Ausdehnung zeigt, jedoch durch die beginnende Amnionbildung unzweifelhaft zu erkennen giebt, dass sie einen schiefen Schnitt aus einer viel spätern Zeit darstellt, bei dem der Durchbruch des Urdarms längst erfolgt war, jedoch in Folge der schiefen Schnittrichtung und wahrscheinlich lückenhafter Serie nicht erkannt wurde.

Auch STRAHL <sup>2)</sup> verdanken wir die Beschreibung mehrerer Embryonen aus dieser Periode. In fig. 10 u. 11, tab. 14 seiner zuerst citirten Arbeit giebt er einen Medianschnitt durch einen Embryo, dessen Urdarm etwa dieselbe Ausdehnung besitzt wie auf den besprochenen Figuren WENCKEBACH's. In beiden Figuren ist jedoch die Abgrenzung des secundären Entoderms von der Primitivplatte nicht berücksichtigt. Richtiger in dieser Beziehung ist die Querschnittserie von I, tab. 2 seiner zweiten Arbeit wiedergegeben, in der man mit

1) C. KUPFFER, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth. 1882.

2) H. STRAHL, Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*, in: Arch. Anat. Phys., Anat. Abth., 1882. — Ueber Wachsthumsvorgänge an Embryonen von *Lacerta agilis*, in: Abhandl. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt, 1884.

Ausnahme eines Schnittes stets das Dotterblatt als besondere Schicht unter dem Kopffortsatz hinwegziehen sieht. In der Querschnittserie II derselben Tafel, die durch einen Embryo mit etwas längerer Urdarmeinstülpung gelegt ist, vermissen wir wiederum eine Berücksichtigung des Dotterblatts.

#### 4. Der Urdarm hat seine definitive Länge vor dem Durchbruch erreicht.

Aus diesem bisher noch unbekannten Entwicklungsstadium lag mir ein einziger Embryo von *Lacerta viridis* vor, bei dem die Länge des Urdarmlumens, von der vordern Urmundlippe an gerechnet, 0,6 mm beträgt, eine Ausdehnung, die zwar von jener beim Gecko und der Schildkröte übertroffen wird, jedoch immerhin so bedeutend ist, dass sie auch der Invagination bei *Lacerta* den rudimentären Charakter nimmt, der ihr nach den Ergebnissen meiner Vorgänger, WENCKEBACH ausgenommen, zukommen müsste. Das Stadium ist um so wichtiger, als es eine wesentliche Lücke ausfüllt und auch WENCKEBACH auf eine grössere Ausdehnung des Urdarmlumens, als bisher angenommen wurde, nur von im Durchbruch begriffenen Stadien anschliessen konnte.

Im Oberflächenbilde erkennen wir (Fig. 6, Taf. 1) am hintern Ende des ovalen Schildes den Eingang in den Urdarm als einen breiten Spalt, der in der Mitte am tiefsten ist und hier in den Urdarm führt, nach beiden Seiten aber allmählich sich verflacht. Am Schilde selbst bemerken wir eine longitudinale Erhebung seiner Mitte, wie ich sie an gleichaltrigen Stadien auch beim Gecko beschrieben habe und welche durch den vorgewachsenen Urdarm bedingt wird.

Die beabsichtigte Längsschnittserie ist leider ziemlich schräg ausgefallen, so dass sich die Ausdehnung des Urdarmlumens nicht auf einem Schnitt übersehen liess und ich daher zur Anfertigung der in Fig. 36, Taf. 6 gegebenen Abbildung zur Reconstruction meine Zuflucht nehmen musste. Ueber die Art dieser Reconstruction giebt Fig. 36 Auskunft, in der die Ausdehnung des Urdarms auf den fünf wichtigsten Schnitten durch gebrochene Linien angedeutet ist. Das Ergebniss dieser Reconstruction ist dann in Fig. 36 wiedergegeben. Wir erkennen an derselben zunächst, dass an der vordern Urmundlippe die auf den frühern Stadien mit *y* bezeichnete Grenze zwischen Ektoderm und primärem Entoderm geschwunden ist; es hat an dieser Stelle eine Verlöthung beider Keimblätter stattgefunden, die bei allen Reptilien während des Verlaufs der Invagination eintritt. Diese Ver-

schmelzung beginnt stets am Vorderrande des Blastoporus (Primitivplatte), also dort, wo die Invagination am weitesten vorgeschritten ist, um dann von diesem Punkte aus, wie ich das besonders für den Gecko eingehend geschildert habe, jederseits allmählich nach hinten fortzuschreiten. Einen derartigen Verlauf des Processes werde ich weiterhin auch für die Eidechse zu constatiren haben. Zur Zeit hat diese Verschmelzung jedoch eben erst vorn ihren Anfang genommen, wir würden also auf Querschnitten die Primitivplatte seitlich noch ebenso wie früher vom Ektoderm abgegrenzt finden. Im Längsschnitt kann natürlich nur die hintere Grenze ( $z$ ) wahrgenommen werden. Unterhalb der gesammten Einstülpung zieht das secundäre Entoderm als continuirliche Schicht hin; im Bereich der erstern besteht es aus Plattenzellen, die weiter nach vorn in grosse blasige Zellen übergehen. Ein wichtiger Fortschritt in der Entwicklung besteht in der Verschmelzung der Urdarmspitze mit dem Dotterblatt, ein Vorgang, der bei allen Reptilien den bevorstehenden Durchbruch des Urdarms anbahnt.

Der solide Kopffortsatz der frühern Stadien ist nunmehr verschwunden, indem sich das Urdarmlumen bis in die Spitze desselben ausgedehnt hat. Was die Wandungen des Urdarms anlangt, so zeigt die obere ( $ud$ ) durchaus die gleiche Beschaffenheit wie beim Gecko und bei *Cistudo*, indem sie aus einem hohen Cylinderepithel besteht, das nur scheinbar als mehrschichtig sich darstellt, wenn die Zellen nicht parallel ihrer Axe getroffen sind.

Die untere Urdarmwand weicht jedoch in dem mir vorliegenden Präparat in so fern von dem Verhalten bei den beiden andern erwähnten Reptilienvertretern ab, als sie bei der Eidechse fast bis in die Spitze mehrschichtig ist, während bei jenen der weitaus grösste Theil der untern Urdarmwand aus einem einschichtigen Plattenepithel bestand. Dieser Unterschied scheint mir aber im Ganzen ziemlich belanglos zu sein; einmal steht auch dem Durchbruch einer mehrschichtigen Urdarmwand durchaus nichts im Wege, dann aber wissen wir nicht, ob mit dieser Urdarmausdehnung thatsächlich das Maximum erreicht ist. Aus einem Vergleich mit dem Folgestadium Fig. 37, Taf. 5 ist mir sogar wahrscheinlich, dass sein Wachstum nach vorn noch nicht aufgehört hat, und somit bleibt die Möglichkeit bestehen, dass während dieses weitem Längenwachsthum die Einschichtigkeit der zunächst zum Durchbruch kommenden Strecke der untern Urdarmwand noch erreicht wird.

### Dritte Entwicklungsperiode: die Periode der Mesodermbildung. Stadium V—XII.

Diese Periode ist auch bei der Eidechse hauptsächlich durch die Anlage des gastraln Mesoderms charakterisirt, jedoch durch äussere Merkmale weniger scharf abgegrenzt als beim Gecko. Wie bei diesem beginnt sie zwar ebenfalls mit dem Durchbruch des Urdarms, es fehlt aber hier die scharfe Abgrenzung von den spätern Stadien in Folge des Ausbleibens des Verschlusses des KUPFFER'schen Ganges. Da die verschiedenen während dieser Periode neben einander her laufenden Prozesse vielfach zu verschiedenen Zeiten einsetzen, so fehlt ein absolut sicheres Merkmal zur Begrenzung. Als das beste erscheint mir noch die beginnende Erhebung der Medullarwülste, welche zeitlich ungefähr mit dem Gecko übereinstimmt. Bei beiden Objecten fällt dieser Vorgang etwa in das zwölfte Entwicklungsstadium, mit dem also das Ende dieser Periode erreicht wird.

Wie in meinen frühern Arbeiten habe ich mich auch hier bemüht, die Embryonen in gewisse Altersstufen einzutheilen. Bei den auffallenden Schwankungen sowohl hinsichtlich der Grösse der Embryonen wie des Fortschritts der einzelnen Entwicklungsvorgänge konnte die Eintheilung nur geschehen auf Grund eines Compromisses zwischen den einzelnen Entwicklungsvarianten sowie eines Vergleichs mit den Embryonen anderer mir zur Verfügung stehender Reptilien. So hoffe ich eine Eintheilung erreicht zu haben, die im Wesentlichen mit jener beim Gecko und den Schildkröten von mir angewandten übereinstimmt.

Da von nun an verschiedene Entwicklungsvorgänge in einander eingreifen, werde ich bei der Schilderung ebenso wie in meiner Gecko-Arbeit von einer Einzelbetrachtung der Stadien absehen und nur die einzelnen Entwicklungsvorgänge nach einander betrachten. Als solche kommen in Betracht: 1) der Durchbruch des Urdarms, 2) die Anlage des gastraln Mesoderms, 3) die Vorgänge im Bereich der Primitivplatte.

#### 1. Der Durchbruch des Urdarms.

Der Durchbruch des Urdarms in den subgerminalen Raum fällt wie bei den bisher behandelten Reptilien auch bei der Eidechse in das fünfte Entwicklungsstadium. Aus demselben lag mir ein einziger Embryo von *Lac. viridis* vor, der im Oberflächenbilde in Fig. 7,

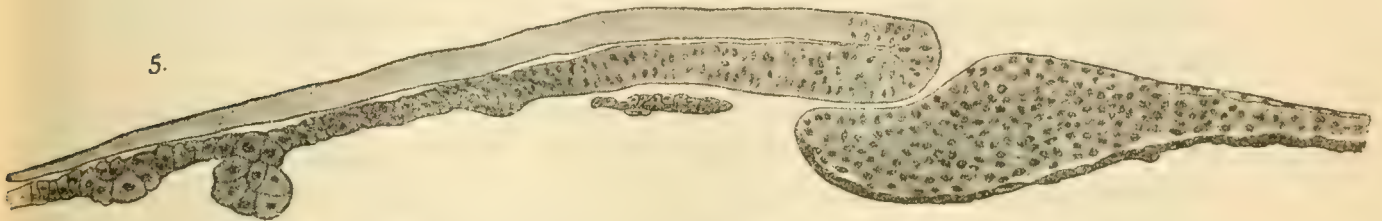
Taf. 1 abgebildet wurde. Der Embryonalschild stellt, wie das auch gelegentlich bei andern Reptilien beobachtet wird, ein schief gezogenes Oval dar, das an seinem hintern, etwas zugespitzten Ende die Urmundöffnung in Form einer queren Spalte von 0,57 mm Breitenausdehnung zeigt. Der mediane Theil des Schildes zeigt die uns bereits vom vorhergehenden Stadium bekannte Erhebung, welche durch den vorgewachsenen Urdarm hervorgerufen wird.

Der mediane Längsschnitt Fig. 37, Taf. 6, schliesst sich unmittelbar an den zuletzt geschilderten Embryo an und unterscheidet sich nur dadurch von demselben, dass unmittelbar hinter der Stelle, wo im vorigen Stadium die Urdarmspitze mit dem Dotterblatt verschmolzen war, die untere Urdarmwand eine Strecke weit geschwunden und dadurch eine Verbindung von Urdarmlumen und subgerminaler Höhle entstanden ist. Da die Zellen der Urdarmwandung und der Primitivplatte sich bereits auf den vorhergehenden Stadien durch ihre Kleinheit von den grössern blasigen Zellen des secundären Entoderms vor der Urdarmspitze unterschieden, so lässt sich an den Schnitten dieses und der nächst ältern Stadien noch genau die Stelle feststellen, an der die Verlöthung der Urdarmspitze mit dem secundären Entoderm stattgefunden hat. Sie liegt an dem mit einem Stern versehenen Punkt. Die Entfernung von hier bis zur vordern Urmundlippe beträgt 0,66 mm. Es geht hieraus hervor, dass der Urdarm vom vorigen bis zum vorliegenden Stadium sich von 0,60 mm auf 0,66 mm verlängert hat, und es ist nun eine ziemlich untergeordnete Frage, ob diese Verlängerung noch am intacten oder am bereits durchgebrochenen Urdarm stattgefunden hat.

Beim Gecko und der Schildkröte findet der Durchbruch in höchst auffallender Form statt, indem hier die untere Wandung des weit ausgedehnten Urdarms ziemlich gleichzeitig an zahlreichen Stellen zum Schwunde kommt und in Folge dessen netzartig durchbrochen erscheint. An dem mir vorliegenden Embryo von *Lac. viridis* findet sich dagegen nur eine Durchbruchsstelle, wodurch jedoch in keiner Weise ein Unterschied von irgend welcher Bedeutung bedingt ist. Wenn man die verschiedenartigen Bilder der im Durchbruch befindlichen Urdarmwand beachtet, welche ich vom Gecko und der Schildkröte abgebildet habe, so wird man die Ueberzeugung gewinnen, dass die Form dieses Vorganges ausserordentlichen Schwankungen unterliegt. Es könnte auch bei diesen recht wohl einmal ein Bild vorkommen, wo der Durchbruch an nur einer Stelle beginnt und von dieser aus fortschreitend sich erweitert. Dass aber für die Ei-

dechse die einfache Durchbruchsöffnung durchaus nicht als charakteristisch angesehen werden darf, beweist die folgende Copie einer Figur WENCKEBACH's von *Lac. agilis*, in der der Durchbruch soeben erfolgt ist, aber offenbar in Folge des gleichzeitigen Auftretens mehrerer Lücken, denn wir sehen noch einen mittleren Theil der unteren Urdarmwand erhalten, so dass dieses Bild fast genau den von mir für *Platydictylus* und *Cistudo* abgebildeten Schnitten gleicht. Hiermit stimmt auch der Text der WENCKEBACH'schen Mittheilung überein,

Fig. F.



Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von *Lac. agilis* im V. Entwicklungsstadium, nach WENCKEBACH (copirt aus WENCKEBACH, in: Anat. Anz. 1891, p. 60): der Urdarm ist nach unten durchgebrochen, nur in der Mitte ist ein Rest der unteren Wandung erhalten geblieben.

in dem es heisst: „Der Vordertheil des Urdarms öffnet sich in die unter dem Blastoderm sich befindende Höhle, indem die untere Wand des Urdarms nach beiden Seiten wie auseinander gezogen wird. Dabei bleibt oft noch hier und da zeitweilig eine kleine Gewebsbrücke bestehen, wodurch Bilder entstehen, die lebhaft an die Eröffnung des Chordacanal's im Säugethiere erinnern“.

Ein noch besseres Zeugniß für das Vorkommen eines netzförmigen Durchbruchs auch bei der Eidechse ist neuerdings noch von H. VIRCHOW in der bereits citirten Arbeit beigebracht worden. In fig. 6 und 7 bildet er zwei Medianschnitte durch im Durchbruch begriffene Embryonen ab, von denen der eine eine siebartig durchbrochene Urdarmwand zeigt, während der andere nur noch ein Reststück der untern Urdarmwand aufweist, ähnlich wie in der WENCKEBACH'schen Abbildung. Im Text heisst es bestätigend: „In Fig. 6 ist die untere Wand des Urdarms bereits an mehreren Stellen aufgebrochen, also netzförmig, so wie es WILL für *Platydictylus* schildert“ etc.

Wir ersehen hieraus, dass auch bei der Eidechse die äussere Form des Durchbruchs durchaus mit den andern Reptilien übereinstimmt. Die geringere Ausdehnung des Urdarmlumens bedingt zwar weniger

auffallende Bilder, immerhin aber treffen wir auch hier neben der einfachen Durchbrechung eine netzartig durchbrochene Urdarmwand, wie sie für den Gecko und die Schildkröte typisch ist.

Mit diesem Stadium sind zwei wichtige Erfolge erzielt: einmal ist die subgerminale Höhle mit dem Urdarm vereinigt, dann aber ist durch die secundäre Verschmelzung von Dotterblatt und Urdarmblatt die ursprüngliche Einheit des Entoderms wiederum hergestellt, die durch das isolirte Auftreten des Dotterblatts während der Stadien II bis IV äusserlich aufgehoben war. Demnach sehen wir in unserer Fig. 13 und ebenso auf allen spätern Sagittalschnitten das primäre Entoderm der obern Urdarmwand nach vorn continuirlich in das Dotterblatt übergehen.

Nach dem Zusammenfluss des Urdarmlumens mit dem subgerminalen Raum sind wir berechtigt, nunmehr diesen gesammten Raum als Gastralhöhle zu bezeichnen, deren Boden wie bei den Selachiern vom Dotter, deren Dach von dem wieder vereinigten primären und secundären Entoderm gebildet wird. Wie bei allen Reptilien steht nun diese erweiterte Urdarmhöhle durch einen Canal mit der Aussenwelt in Verbindung, der unmittelbar die Folge des Durchbruchs ist und den intact gebliebenen hintern Abschnitt des Urdarms darstellt. Dieser Canal fällt unter den allgemeinen Begriff eines *Canalis neurentericus*. Das Verhalten dieses Canals bei *Platydictylus* und möglicher Weise auch bei der Schildkröte, bei denen er sich einige Zeit nach dem Urdarmdurchbruch schliesst, um später von Neuem durchzubrechen, veranlasste mich für die erste Phase des Canals die Bezeichnung „KUPFFER'scher Gang“ einzuführen, für die zweite Phase aber den Namen *Canalis neurentericus s. str.* zu reserviren. Da mir das Intermittiren dieses Canals auch für die Schlangen fast zur Sicherheit geworden ist, diese Erscheinung also für die Reptilien eine ziemlich verbreitete zu sein scheint, bezeichne ich im Interesse einer einheitlichen Nomenclatur den Durchbruchscanal bis zum Schluss der Medullarrinne als KUPFFER'schen Gang, später dagegen als *Canalis neurentericus*. Bei der Eidechse wird jedoch ein canalloses Zwischenstadium nicht beobachtet, sondern es geht der KUPFFER'sche Gang continuirlich in den *Canalis neurentericus s. str.* über.

Wie nun aus Fig. 37 ersichtlich, verläuft der KUPFFER'sche Gang unmittelbar nach dem Durchbruch, wie auch bei der Schildkröte und dem Gecko annähernd horizontal von hinten nach vorn. Sehr bald tritt hierin aber eine Aenderung ein, indem die untere Wandung des

Canals mehr und mehr zurückweicht, so dass der letztere einmal kürzer wird, dann aber immer steiler nach unten führt, bis er schliesslich nach vollständigem Zurückweichen der untern Urdarmwand senkrecht nach abwärts steigt.

Zur Illustration dieser Gestaltveränderung des KUPFFER'schen Ganges verweise ich zunächst auf den sagittalen Längsschnitt (Fig. 40) eines Embryos von *L. viridis* aus dem VI. Entwicklungsstadium, dessen Oberflächenbild übrigens genau mit dem der Fig. 7 Tafel 1 (Stad. V) sich deckte. Aus dem Vergleich mit Fig. 37 ergibt sich sofort eine ganz bedeutende Verkürzung des KUPFFER'schen Ganges, die sich jedoch ganz allmählich anbahnt, wie verschiedene Zwischenstadien beweisen, auf deren Abbildung ich verzichte, da dieselben im Uebrigen ganz ähnliche Verhältnisse zeigen. Wenn aber der KUPFFER'sche Gang trotz seiner Verkürzung noch horizontal verläuft, so ist darin eine Besonderheit des betreffenden Embryos zu sehen, die durchaus nicht Regel ist. Gewöhnlich verläuft er vielmehr zu dieser Zeit bereits schräg nach abwärts, wie das von einem älteren Embryo in Fig. 39 dargestellt ist.

Die von mir auch bei andern Reptilien beschriebene Verkürzung des KUPFFER'schen Ganges ist ganz allgemein bei den Reptilien zum Theil wenigstens auf mechanische Ursachen zurückzuführen. Schon beim Gecko habe ich ausgeführt —, ich hoffe auf diese Verhältnisse in einem spätern Gesamtüberblick über die Gastrulation der Reptilien noch zurückzukommen — dass bei der Invagination hauptsächlich die vordere Urdarmwand activ betheiligt ist, während die hintere Urdarmwand mehr passiv mitgezogen wird. Die untere Urdarmwand, die aus dem Mittelfeld des Primitivstreifens entsteht, wie ich ausführte, also aus dem Theil desselben, der dem Dotterpfropf der Amphibien und Plagiostomen <sup>1)</sup> entspricht, stellt gewissermassen nur das mechanisch nach vorn ausgezogene Mittelfeld dar, das sich also im Bereich des Urdarms durch den ausgeübten Zug immer mehr verdünnt. Bricht schliesslich der Urdarm nach unten durch, so hört dieser Zug auf, und der stehen gebliebene Theil der untern Urdarmwand macht nunmehr wieder eine rückläufige Bewegung und zieht sich ganz allmählich wieder in das Zellenmaterial des Primitivstreifens, genauer gesprochen des Mittelfeldes (Dotterpfropfes), zurück. Dadurch wird aber einerseits eine Verlängerung des Primitivstreifens, anderer-

---

1) Hier meine ich den gesammten von den Urdarmlippen umfassten Dotter.

seits eine Verkürzung des KUPFFER'schen Ganges bewirkt. Hat sich am Schlusse dieses Vorganges die untere Urdarmwand vollständig in den Primitivstreifen zurückgezogen, so muss natürlich der KUPFFER'sche Gang eine senkrechte Stellung annehmen.

Dieses Stadium wird ausser beim Gecko und der Schildkröte auch bei der Eidechse erreicht, doch unterliegt der Zeitpunkt, in dem diese rückläufige Bewegung ihren Abschluss erreicht, auch hier Schwankungen, die mir bedeutender als beim Gecko zu sein scheinen. So zeigt z. B. der Canal in Fig. 38, die einem Embryo aus dem XI. Stadium entnommen ist (Oberflächenbild ähnlich Fig. 13a) einen absolut senkrechten Verlauf, während er bei einem Embryo aus dem nächsten Entwicklungsstadium (Fig. 59, Oberflächenbild in Fig. 15 Taf. 2) noch ebenso schräg verlief, wie das auf dem VI. Stadium (cf. Fig. 40, Taf. 7) der Fall war.

Embryonen unmittelbar nach vollendetem Durchbruch des Urdarms sind nun schon mehrfach richtig geschildert worden. Ausser bei den bereits eben erwähnten Autoren finden wir entsprechende Abbildungen bei BALFOUR, HOFFMANN, STRAHL und WELDON. Auch die KUPFFER'sche fig. 15 gehört hierher, doch wurde an derselben die untere Oeffnung des KUPFFER'schen Ganges der schiefen Schnitt-richtung wegen nicht gesehen.

Ich habe bereits im Verlauf dieses Capitels die Dimensionen des Urdarms, wenigstens in Bezug auf die Länge desselben, kurz berührt, muss jedoch nunmehr etwas eingehender auf diesen Punkt zurückkommen. Wir sahen, dass der Urdarm unmittelbar vor dem Durch-

Fig. G.



Medianschnitt durch einen Embryo mit oben durchgebrochenem Urdarm von *Lac. agilis* nach WENCKEBACH (copirt aus WENCKEBACH, in: Anat. Anz. 1891, p. 60).

bruch (Stad. IV, Fig. 36 Taf. 6) eine Länge von 0,6 mm<sup>1)</sup>, während des Durchbruchs (Stad. V, Fig. 37 Taf. 6) eine Länge von 0,66 mm besass. WENCKEBACH giebt nun in der erwähnten Mittheilung eine Abbildung (vgl. die Textfigur G) von einem gleichaltrigen

1) Die Länge wird gemessen von der vordern Urmundlippe an bis zur vordern Begrenzung des Lumens.

auszudehnen beginnt. Indem nunmehr die nach hinten gebogenen Ränder ein wenig gegen die Medianebene vorwachsen, kommt es zu einer leichten Knickung der Urmundspalte, ein Zustand, der sich mitunter sehr lange, bis in das XII. Stadium erhalten kann. So sehen wir die geknickte Urmundspalte in Fig. 11, Taf. 2 an einem Embryo aus dem VIII. Stadium, an dem noch die paarigen äussern Mesodermwülste mit der dazwischen gelegenen Rückenrinne hervortreten, während an einem andern Embryo (Fig. 12) sich die Mesodermplatten schon so sehr der Mittellinie genähert haben, dass hierdurch und durch die beginnende Ausbildung der Medullarwülste das Oberflächenrelief sich stark verändert hat. Ausserdem zeigt dieser Embryo die Anlage des Proamnions in Gestalt eines queren Wulstes. In den Figg. 15 u. 19, beide aus dem XII. Stadium, erkennen wir immer noch dieselbe Form der Urmundspalte, trotzdem hier nicht nur die Amnionbildung, sondern auch die Ausbildung der Medullarwülste starke Fortschritte gemacht und andere, sonst durchaus gleichartige Embryonen zu dieser Zeit in Bezug auf die Primitivrinnebildung schon viel weiter vorgeschritten sind.

Wenn wir von den geschilderten Embryonen die Fig. 11 noch etwas genauer ins Auge fassen, so bemerken wir, wie jederseits von dem Ende der geknickten Urmundspalte ein leichter Wulst, parallel zu seinen Genossen, nach hinten zieht. Dieser Wulst ist nichts anderes als eine Fortsetzung der geknickten vorderen Urmundlippe nach hinten, der im nächsten Stadium auch die Fortsetzung des Spaltes folgen wird.

Dieses Verhalten ist in Fig. 13 a bereits zu Stande gekommen, so dass wir hier, von dem winklig gebogenen Theile des Urmundes ausgehend, zwei seichte Rinnen an den Seiten des Primitivstreifens entlang ziehen sehen, die sich bis an das hintere Ende des Embryos verfolgen liessen und einen leicht gewölbten Zellenhügel zwischen sich schliessen, in dem wir das Mittelfeld oder den Entodermpfropf der früher betrachteten Reptilien wieder erkennen werden.

Die weitere Ausbildung dieser Urmundform konnte ich nun an zwei Embryonen studiren, welche äusserst klare Verhältnisse aufwiesen. Beide (Fig. 14 u. 16, Taf. 2) stammen aus dem XII. Stadium, das durch die vollständige Ausbildung der Medullarwülste ausgezeichnet ist. Diese letztern dehnen sich zu dieser Zeit bereits nach hinten über den ganzen Primitivstreifen aus, was zwar aus der Oberflächenansicht nicht so ohne Weiteres hervorgeht, jedoch durch die Querschnitte in Fig. 45 a—d bewiesen wird. Zwischen sich fassen die Medullarwülste vorn die Medullarrinne, welche direct aus der früheren Rückenrinne hervorgegangen ist, hinten dagegen den noch nicht über-

wachsenen Theil der Primitivplatte. Die Verhältnisse der Urmundspalte prägen sich nun so klar im Oberflächenrelief aus, dass sie jeden Zweifel ausschliessen, zumal sie an den weiter unten zu beschreibenden Schnitten controlirt wurden. Man erkennt, dass die Urmundspalte sehr weit nach hinten reicht und, besonders schön geht das aus Fig. 16 hervor, eine nahezu vollständig geschlossene Ellipse beschreibt. Wir haben somit hier dieselbe Urmundform vor uns, wie sie bei den Amphibien auf vorgerückten Gastrulationsstadien von so zahlreichen Beobachtern constatirt wurde, nur dass bei den Amphibien die Urmundspalte auf dem betreffenden Stadium nicht eine Ellipse, sondern einen Kreis darstellt.

Nachdem so die Urmundspalte sich über die ganze Primitivplatte ausgedehnt hat, fangen die äussern Urmundlippen an, von den Seiten her allmählich über die Primitivplatte hinweg gegen einander vorzuwachsen, wie wir das bereits beim Gecko kennen gelernt haben, wenn auch bei der Eidechse die äussere Form des Vorganges sich etwas anders gestaltet. Die Ueberwachsung beginnt frühestens im XII. Stadium und kommt ungefähr mit dem XVI. Stadium zum Abschluss.

Embryonen aus dieser Periode zeigen eine noch grössere Variabilität, wie das schon auf den früheren Stadien der Fall war. Ausser ganz ausserordentlichen Grössenschwankungen, wie sie uns bereits an den Embryonen auf Taf. 2, ja auch schon auf Taf. 1 entgegentraten — alle Oberflächenbilder wurden bei gleicher Vergrösserung gezeichnet — handelt es sich um nicht minder bedeutende Formenunterschiede. Bald werden sie bedingt durch eine frühzeitige Amnionbildung (Fig. 25), oder durch ein auffallend starkes Hinabsinken des Kopftheils in den Dotter (Fig. 21, 22), während anderseits der Schluss des Medullarrohrs in der verschiedensten Form und zu verschiedener Zeit erfolgen kann (cf. Fig. 20—25).

Auch das Gegeneinanderwachsen der beiderseitigen Urmundlippen und die Bildung der Primitivrinne geht nun nicht immer in derselben Weise vor sich, doch lassen sich die verschiedenen Fälle leicht in zwei Typen vereinigen.

Der eine Fall wird durch Fig. 21 illustriert. Wir erkennen, dass sich die Urmundlippen in der vordern Hälfte der Primitivplatte bedeutend schneller genähert haben als hinten. Vorn ist es in Folge dessen zu einer kurzen Primitivrinne gekommen, deren Lippen jedoch nach hinten noch in einen scharfen Winkel divergiren. Demselben Typus gehören die Embryonen in Fig. 17 u. 20 an, obwohl bei ihnen der divergirende Abschnitt der Primitivrinne im Oberflächenrelief nicht

deutlich ausgeprägt war. Einen andern Modus zeigen sämtliche übrigen Figuren der Taf. 3. An allen haben sich die Urmundlippen einander an allen Punkten ziemlich gleich stark genähert und in Folge dessen ist es in der ganzen Ausdehnung der Primitivplatte zur Bildung einer Primitivrinne gekommen, deren Länge zwischen 0,18 und 0,25 mm schwankte.

Während beim Gecko die Primitivrinnenbildung schon vor der Erhebung der Medullarwülste zum Abschluss kommt, dauert sie hier bis in die Zeit des Schlusses der Medullarrinne hinein. Die ektodermalen Ränder der Primitivrinne sind demnach bei der Eidechse bereits zu Medullarwülsten verdickt (vergl. die Schnitte in Fig. 45—47) und es stellt daher die Primitivrinne gleichzeitig eine Medullarrinne dar. Selbst an Embryonen aus dem XVI. Stadium, Fig. 16 u. 17, bei denen bereits die Allantoisanlage aus dem hintern Abschnitt des Primitivstreifens entstanden war, konnte die Primitivrinne in einzelnen Fällen, bei stark horizontal einfallendem Licht, noch mit Deutlichkeit am Oberflächenbild als eine feine Linie erkannt werden, die sich scharf von der Medullarrinne absetzte. An andern Embryonen desselben Stadiums war sie bereits verschwunden.

Einen Punkt habe ich bisher bei der Schilderung ausser Acht gelassen, das ist das Verhalten des KUPFFER'schen Ganges. Während derselbe beim Gecko mit dem Schwunde der Primitivrinne ebenfalls verschwindet, um erst in späterer Zeit weiter hinten als Canalis neurentericus von neuem aufzutreten, geht bei der Eidechse der KUPFFER'sche Gang continuirlich in den Canalis neurentericus über, mit welchem Namen man den Gang von dem Augenblick an bezeichnen kann, in dem es zur Ausbildung einer deutlichen Medullarrinne gekommen ist. Bei der geschilderten Bildung der Primitivrinne bleibt also hinsichtlich der Eidechse zu beachten, dass man stets an dem vordersten Punkte der Primitivrinne, resp. bei winklig gebogener Urmundspalte an dem Knickungspunkt, den betreffenden Gang antrifft, dessen äussere Ausmündung häufig genug schon bei der Oberflächenbetrachtung bemerkt werden kann (Fig. 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 26). Vielfach wird sie dadurch noch besonders deutlich, dass die Umgebung der Ausmündungsstelle sich allmählich zu der Oeffnung hinabsenkt, wie das z. B. in Fig. 14, 16, 20 u. 21 der Fall ist.

Auch die ventrale Ausmündung des Canals ist meist schon äusserlich ganz gut zu erkennen, wovon man sich an der Hand der Ventralansichten in Fig. 13 b, 20 b, 24 b, 26 b, 27 b überzeugen kann.

Wenn wir jetzt zu der Betrachtung von Querschnitten durch den

Primitivstreifen zur Zeit der Primitivrinnenbildung übergehen, so finden wir auch bei der Eidechse alle diejenigen Ergebnisse bestätigt, zu denen ich beim Gecko und der Schildkröte gelangt bin. Wir haben bei beiden gesehen, wie sich das Gebiet der Primitivplatte im Beginn der Ueberwachsung, von vorn nach hinten fortschreitend, in zwei Zonen sondert, das periphere Randfeld (*rf* in Textfigur M) und das centrale Mittelfeld (*mf*), welche beiden Zonen durch die jederseits nach hinten vordringende Urmundspalte geschieden werden. Das Randfeld entspricht den Blastoporuslippen der Amphibien, das Mittelfeld dem Entodermpfropf (Dotterpfropf) derselben. Bei der Ueberwachsung des Primitivstreifens constatiren wir nun folgendes Verhalten der beiden Zonen. Ursprünglich liegen beide Zonen, wie das im Querschnitt Fig. N, I hervortritt, in einer Ebene neben einander. Wir sehen das Mittelfeld (Entodermpfropf) jederseits begrenzt durch eine

Fig. M.

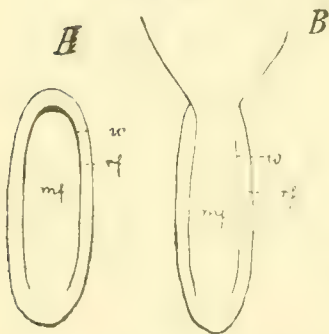


Fig. M, A u. B. Schematische Darstellung der fortschreitenden Entwicklung der Urmundspalte und der Regionenbildung auf der Primitivplatte des Geckos. *w* Urmundspalt, *rf* Randfeld, *mf* Mittelfeld. Die verdickt gezeichnete Stelle des Urmundspaltes deutet den Eingang in den Urdarm an. Im Schema II ist vorn das Randfeld fortgelassen, um anzuzeigen, dass es hier bereits aus dem Primitivstreifen ausgeschaltet ist. Aus L. WILL, Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Reptilien I.

auf der Oberfläche ausmündende Grenzlinie *w*, welche nichts ist als die Fortsetzung der Urmundspalte nach hinten; während die Urmundspalte vorn in die weite Urdarmhöhle führt, setzt sie sich hier nach unten in eine Grenzlinie oder Spalte fort, welche das prostomiale Mesoderm in zwei Blätter scheidet. Diese Spalte, die gewöhnlich als Cölomspalte aufgefasst wird, ist natürlich in Wahrheit nichts anderes, als das im Bereich des Primitivstreifens spaltförmig gebliebene Urdarm-lumen. Hieraus ergibt sich der wichtige Schluss, dass das gesamte prostomiale Mesoderm aus einer directen Umwandlung eines rudimentären prostomialen Urdarmabschnitts hervorgegangen ist.

Beim Beginn des Ueberwachsungsprocesses macht sich nun zunächst ein Schwund der Grenze zwischen Randfeld und Ektoderm (*y* im Holzschnitt Fig. N, 1) bemerkbar. Derselbe wird möglicher Weise einfach dadurch bewirkt, dass der aus hohen Cylinderzellen bestehende Ektodermrand stärker zu wuchern beginnt und damit die

Zellen eine den Verhältnissen der Primitivplatte ähnliche Form und Lagerung annehmen, so dass damit die scharfe Abgrenzung beider allmählich sich verwischen muss. Dieser Schwund der Grenze tritt zuerst da ein, wo die Gastrulation am weitesten vorgeschritten ist, um von hier aus allmählich nach hinten vorzurücken. Auf der Fig. N, II ist diese Verschmelzung von Ektoderm und Randfeld bereits eingetreten, und wir erkennen, dass das Zustandekommen einer schmalen Primitivrinne auf einer Verquickung von Epibolie und Invagination beruht. Indem das Ectoderm gegen die Mittellinie vorrückt, wird gleichzeitig das Randfeld mit zur Invagination gebracht; dasselbe geht an den Seiten des Primitivstreifens genau so in die Bildung der obern Lamelle des prostomialen Mesoderms ein, wie aus ihm an der vordern Lippe der Urmundspalte die dorsale Urdarmwand hervorging. Indem nun bei diesem Vorwachsen der Urmundlippen gegen die

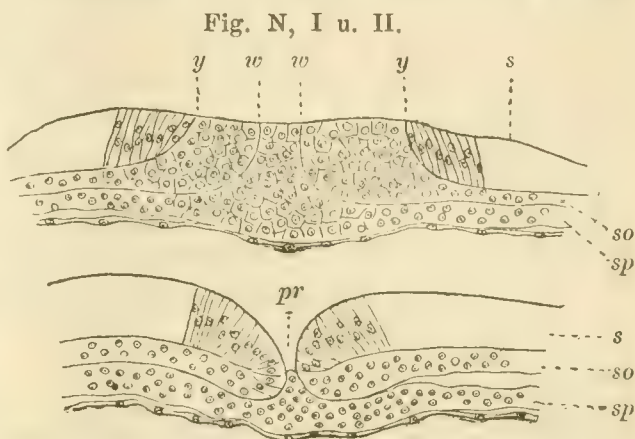


Fig. N, I u. II. Querschnitte durch den Primitivstreifen eines Geckoembryos aus dem Stadium VIII. I. 12 Schnitte hinter der vorderen Urmundlippe. *ww* Mittelfeld, *y—y* Randfeld, *y—y* Primitivstreif, *s* Ectoderm des Schildes, *so* Somatopleura, *sp* Splanchnopleura. II. 2 Schnitte hinter der vorderen Urmundlippe. Das Randfeld ist mit dem Ektoderm des Schildes verschmolzen und in Folge der Bildung der Primitivrinne von der Oberflächenbegrenzung ausgeschaltet. Nur das Mittelfeld schaut als Ektodermpropf zwischen den Rändern der Primitivrinne *pr* hervor. Aus L. WILL, Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Reptilien I.

Mittellinie mehr und mehr das Mittelfeld überwachsen und in die Tiefe gedrängt wird, verschwindet hiermit der Primitivstreifen von der Oberfläche.

Sehen wir nun, wie weit die am Gecko gewonnenen Resultate an der Eidechse ihre Bestätigung finden. Wenn wir zunächst eine Schnittserie durch den Primitivstreifen des Embryos der Fig. 11 in der Richtung von hinten nach vorn betrachten, so treffen wir auf den hintersten Schnitten die Zellenmasse des Primitivstreifens noch ungesondert zwischen den ektodermalen Lippen gelegen. Auf dem 12. Schnitt hinter der vorderen Urmundlippe (Fig. 43 a) treffen wir die Mitte der Primitivplatte kegelförmig erhoben und jederseits davon eine leichte Einziehung *ww*, von der aus sich, auf der einen Seite stärker als auf der andern, eine schwach ausgeprägte Grenze nach unten verfolgen

lässt. Die Einziehungen *wow* deuten zum ersten Mal eine Scheidung des Zellenlagers in ein Randfeld *yw* und ein Mittelfeld *wow* an. Bedeutende Fortschritte in dieser Beziehung zeigt bereits ein drei Schnitte nach vorn gelagerter Schnitt (Fig. 43b), indem nicht nur die Primitivplatte rinnenförmig vertieft ist, sondern die Urmundspalten *wow* auf das Deutlichste ausgeprägt sind und sich unten, wenigstens links in der Figur, in eine Grenzlinie (*usp*) fortsetzen, welche eine Scheidung des prostomialen Mesoderms in ein oberes somatisches Blatt und ein unteres splanchnisches Blatt bewirkt und die zu einem Spalt gewordene Fortsetzung des Urdarms nach hinten darstellt. Auf den Schnitten weiter nach vorn treffen wir sonst wieder dieselben Verhältnisse, nur treten hier die beiderseitigen Urdarmlippen näher an einander und wird gleichzeitig das Mittelfeld mehr und mehr in die Tiefe gedrückt. Diese Verhältnisse erläutert Fig. 43c, die einen Querschnitt dicht hinter der obern Ausmündung des KUPFFER'schen Ganges darstellt. Unmittelbar vor dieser Ausmündungsstelle befinden wir uns natürlich im Gebiet des vordern Randfeldes, und wir sehen (Fig. 43d) dieses als eine einheitliche Zellenmasse zwischen den beiderseitigen Ektodermgrenzen an die Oberfläche treten. Da der KUPFFER'sche Gang bei diesem Embryo noch schräg nach vorn verläuft, treffen wir auf diesem und den nächsten Schnitten den rundlichen Querschnitt seines Lumens (*kg*) an. Erst vier Schnitte weiter (Fig. 43e) stösst das Ektoderm von jeder Seite her über dem KUPFFER'schen Gang zusammen, der erst auf dem 7. Schnitt vor seinem obern Eingang nach unten ausmündet.

Die Serie 44a—c ist einem Embryo aus dem XI. Stadium entnommen, der in seiner äussern Gestalt die Mitte zwischen den Figg. 12 u. 13a hielt. Die Verhältnisse sind im Ganzen wieder genau dieselben wie an der soeben geschilderten Serie, nur dass der KUPFFER'sche Gang hier eine durchaus senkrechte Lage einnahm (Fig. 44c). An einzelnen Schnitten war die Fortsetzung der Urmundspalte *wow* nach unten in das prostomiale Mesoderm besonders deutlich (Fig. 44b).

Das XII. Stadium zeichnet sich durch die kräftige Ausbildung der Medullarwülste aus, die nun hinten jederseits den Primitivstreifen vollständig umgreifen und daher ein etwas anderes Querschnittsbild bewirken. Betrachten wir die in Fig. 45 gegebenen Querschnitte durch den Primitivstreifen der Fig. 14 in umgekehrter Reihenfolge, so treffen wir in Fig. 15e 2 Schnitte vor der obern Ausmündung des Canalis neurentericus, die untere Ausmündung desselben an. Die dorsale Wand des Canals tritt noch als vorderes Randfeld in die Oberfläche, was auf dem nächsten Schnitt natürlich noch deutlicher hervortritt.

Die Fig. 45 d, die einen Schnitt hinter der obern Ausmündung des Canals liegt, zeigt ausser der stark vertieften Primitivrinne nichts Besonderes. Nur möchte ich noch auf die Verdickungen des Ektoderms jederseits (*mw*) hinweisen, die übrigens schon an den vordersten Schnitten der Serie 44 hervortreten und die Medullarwülste darstellen.

Höchst charakteristisch sind dagegen wieder die folgenden Querschnitte. In Fig. 45 c ist die Primitivrinne weiter geworden, wir erkennen in der Mitte derselben eine hügelförmige Erhebung, das Mittelfeld (Entodermpfropf) und rechts und links davon die Urmundspalte *ww*, die in die besonders links deutliche Urdarmspalte *usp* führt. Nach aussen von der Spalte *ww* finden wir wieder das Randfeld *rf* vor, welches rechts noch ziemlich scharf vom Ektoderm des Medullarwulstes abzugrenzen, links dagegen schon mit demselben verschmolzen ist. Nach unten sehen wir das Randfeld continuirlich in das somatische Blatt des prostomialen Mesoderms, der direct in Mesoderm umgewandelten obern Urdarmwand übergehen.

Auf dem 12. Schnitt hinter dem Canalis neurentericus (Fig. 45 b), welcher ungefähr durch die Mitte der Primitivplatte geht, hat das Mittelfeld, welches als Entodermpfropf zwischen den Urmundspalten hervorragt, entsprechend der ovalen Form desselben im Oberflächenbild, seine grösste Ausdehnung. Indem nun die ansehnlichen Medullarwülste hier bereits unmittelbar an den Entodermpfropf angrenzen, constatiren wir, dass das Randfeld vollständig von der Oberfläche verschwunden ist. Dasselbe ist völlig in die Tiefe eingestülpt worden und etwa an der Stelle zu suchen, wo die Bezeichnung *rf* steht. Das Randfeld ist somit vollständig in die Bildung des somatischen Blattes oder richtiger der obern Urdarmwand eingegangen, und daher sehen wir diese bei *rf* in Zusammenhang mit der Medullarplatte. Wie die Fig. 45 a zeigt, treffen wir dieselben Verhältnisse auch noch weiter hinten an.

Für die Embryonen aus den folgenden Stadien ist nun charakteristisch, dass bei allen das Randfeld bereits vollständig zur Invagination gebracht und damit verschwunden ist, das Mittelfeld aber ebenfalls bereits nahezu oder ganz in die Tiefe gedrängt ist.

Die beiden Querschnitte (Fig. 46) durch die hintere Region der Fig. 22 zeigen im Bereiche der Primitivplatte beide eine ansehnliche Verdickung der Medullarwülste, welche gleichzeitig sich zu einem Halbrohre in die Tiefe eingesenkt haben. Somit ist es auch im Bereich der Primitivrinne, wenigstens in ihrem vordern Theil zur Bildung einer ausgesprochenen Medullarrinne gekommen, so dass nunmehr in dieser

Region die Begriffe Primitiv- und Medullarrinne ziemlich zusammenfallen. Im Grunde dieser Rinne erkennen wir noch die letzten Reste des Mittelfeldes (*mf*), welches bereits zum grössten Theil überwachsen ist. Das Randfeld dagegen ist vollständig zur Invagination gebracht, so dass wir den letzten Rest desselben in der Uebergangsstelle zwischen den Medullarplatten und der obern Urdarmwand suchen müssen. Sind die Medullarplatten schliesslich völlig an einander gestossen, so ist damit die Ueberwachsung der Primitivplatte vollendet und diese von der Bildfläche verschwunden.

Zum Schluss führe ich noch einige Querschnitte durch die Primitivplatte eines Embryos vor, der äusserlich der Fig. 25 glich und besondere Verhältnisse des Mittelfeldes aufwies. Diese Schnitte (Fig. 47) decken sich sonst mit den eben geschilderten, lassen aber noch einigermaassen deutlich die Zellenmasse des invaginierten Randfeldes *mf* erkennen (Fig. 47 a—c, *rf*). Bemerkenswerth ist aber das Verhalten des Mittelfeldes, dessen noch nicht in die Tiefe gedrängter Theil eine schmale hohe Leiste (*mf* in Fig. 46 a und b) zwischen den beiden Medullarwülsten bildet. Nach der ganzen Configuration der Urmundlippe lässt sich nicht sagen, ob hier wirklich noch dieser Zellenrest in die Tiefe gedrängt wird, da auch die Möglichkeit ins Auge zu fassen ist, dass diese in abnormer Weise zurückgebliebenen Theile des Mittelfeldes einfach abgequetscht werden und für den Aufbau des Embryos verloren gehen.

Aus der vorstehenden Beschreibung der Querschnitte geht demnach hervor, dass auch die innern Vorgänge bei der Bildung und dem Schluss der Primitivrinne im Wesentlichen dieselben sind, wie wir sie beim Gecko kennen gelernt haben. Eine Besonderheit besteht allein darin, dass der Schluss der Primitivrinne erst zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste eintritt, so dass dadurch das Bild besonders auf den spätern Stadien etwas modificirt wird.

Schon früher habe ich darauf hingewiesen, dass diese Gliederung des Primitivstreifens nicht nur den Reptilien eigenthümlich ist, sondern wahrscheinlich allen Amnioten zukommt. Auf Grund mehrerer Durchschnitte, die kürzlich KEIBEL vom Primitivstreifen des Schweines mitgetheilt hat, glaube ich mit Sicherheit behaupten zu können, dass auch bei den Säugern während der Primitivinnenbildung die beiden Zonen im Primitivstreifen zur Sonderung kommen.

Die beiden Copien der KEIBEL'schen Abbildungen in Fig. O, 1 u. II

1) KEIBEL, F., Studien zur Entwicklung des Schweines, in: Morph. Arbeiten, V. 3, 1893.

entstammen verschiedenen Regionen desselben Primitivstreifens. In der ersten Figur sehen wir das Material des Primitivstreifens noch ganz ungegliedert an die Oberfläche treten und nach unten sich in das prostominale Mesoderm fortsetzen. Gegen das Ektoderm lässt sich der Primitivstreif bei *yy* ziemlich deutlich abgrenzen, und besonders rechts ist diese Grenze durch eine schräg nach oben ziehende Linie noch besonders scharf markiert. Wir haben also an den mit *y* bezeichneten Stellen die äussern Ektodermgrenzen vor uns. KEIBEL drückt dieses Verhalten p. 42 seiner Arbeit mit den Worten aus: „Die palisadenförmige Anordnung des Ektoblasts erscheint im Primitivrinnengebiet unterbrochen, und wie ein Keil schiebt sich mesoblastähnlich angeordnetes Gewebe bis an den Boden der Primitivrinne vor.“

Fig. O, I, II.

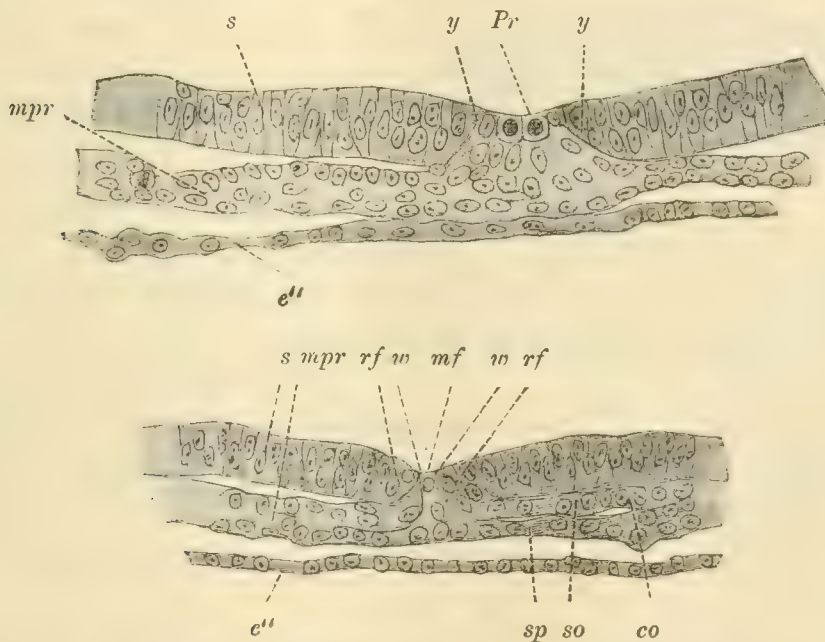


Fig. O, I, II. Zwei Querschnitte durch den Primitivstreifen des Schweins. *e''* secundäres Entoderm, *co* Cölomspalt, *so* Somatopleura, *sp* Splanchnopleura, *s* Schild, *Pr* Primitivstreif, *mpr* prostominales Mesoderm, *y* Grenze zwischen Ektoderm und Primitivstreif, *rf* Randfeld, *w* Urmundspalte, *mf* Mittelfeld (copirt aus KEIBEL, Entwicklungsgesch. d. Schweines, tab. 2, fig. 24 u. 25, in: Morph. Arb. V. 3).

Die Figur O, II aber deckt sich geradezu mit den Schnitten, welche ich vom Primitivstreifen der Reptilien gegeben habe (vgl. den Holzschnitt Fig. N sowie Fig. 43 b, c, Fig. 44 b, 45 a, b, c auf Taf. 7, ferner zahlreiche Figuren auf tab. 11 meiner Geckoarbeit). Wir erkennen in der Mitte der Primitivrinne das Mittelfeld *mf*, als Entodermpfropf den Blastoporus verstopfend, rechts und links davon bei *ww* die Urmundspalte, sich nach unten in das spaltförmige Urdarm-

lumen fortsetzend, welches in dieser Region somatisches und splanchnisches Blatt scheidet. Nach aussen von der Urmundspalte treffen wir das Randfeld *rf* an, welches nunmehr jedoch mit dem benachbarten

Fig. P, I, II.

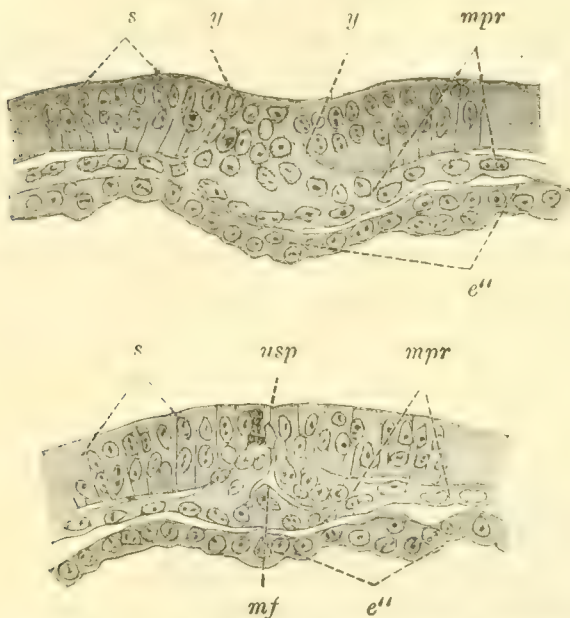


Fig. P, I, II. Zwei Querschnitte durch den Primitivstreifen vom Schwein *usp* Urmundspalte. Die übrigen Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie in voriger Figur (copirt aus KEIBEL, Entwicklungsgesch. d. Schweines, in: Morph. Arb. V. 3.)

gekommen und zur Bildung des somatischen Blattes verwandt. Die Urmundlippen sind von jeder Seite her zusammengestossen und haben das Mittelfeld überwachsen, welches dadurch in die Tiefe gedrängt ist (*mf*) und eine kleine conische Verdickung des splanchnischen Blattes darstellt.

Fig. Q.

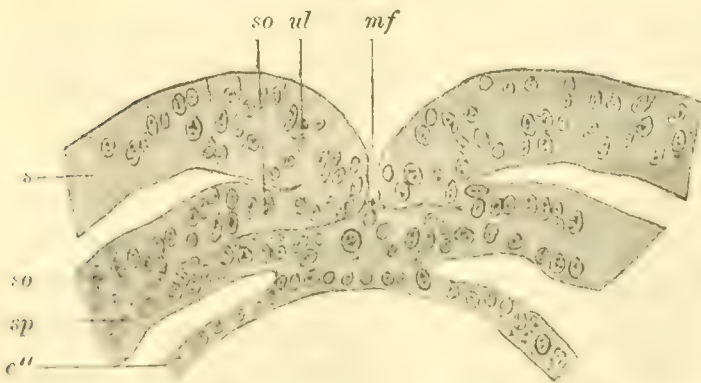


Fig. Q. Querschnitt durch die Primitivrinne einer menschlichen Keimscheibe in der Gegend des Canalis neurentericus nach Graf SPEE. (Copie aus HERTWIG's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.) *mf* Mittelfeld des Primitivstreifens, *ul* Urmundlippe, *so* somatisches Blatt des prostomialen Mesodermis, *sp* splanchnisches Blatt desselben, *e''* secundäres Entoderm, *s* Ektoderm.

An diese Bilder reihen sich vorzüglich eine Figur des Grafen SPEE durch einen menschlichen Embryo (Holzschn. Fig. Q) sowie eine

Ektoderm verschmolzen ist, so dass letzteres sich direct nach unten in die Somatopleura umschlägt.

Von den beiden in Fig. P, I u. II abgebildeten Schnitten, die einem andern Embryo entstammen, gleicht die erste Figur wieder der Fig. O, I, nur dass die Ektodermgrenzen auf beiden Seiten (*yy*) deutlicher ausgeprägt sind. Die Fig. P, II stellt dagegen ein Folgestadium zu Fig. O, II dar und lässt sich am besten mit einer Figur vergleichen, welche ich auf tab. 11, fig. 62; vom Gecko abgebildet habe. Das Randfeld ist völlig zur Invagination

Abbildung VAN BENEDEN's durch den Primitivstreifen des Kaninchens. Beide Figuren zeigen ebenfalls den Entodermpfropf (*mf*) in die Tiefe gedrängt, während die Ränder der Primitivrinne über demselben fast zur Vereinigung gelangt sind.

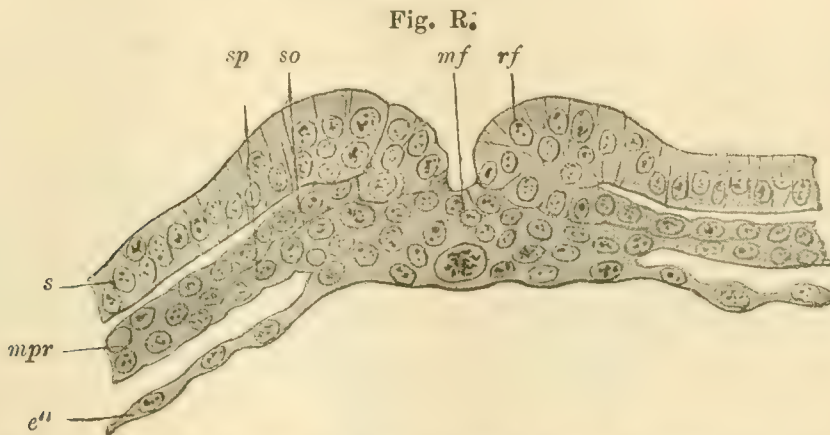


Fig. R. Querschnitt durch die Primitivrinne einer Keimscheibe vom Kaninchen, nach ED. VAN BENEDEN. (Aus HERTWIG's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.) *rf* Randfeld, *mpr* prostomiales Mesoderm; Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in voriger Figur.

Wie bereits kurz angedeutet, haben wir in dieser secundären Gliederung des Primitivstreifens der Amnioten in ein Randfeld und ein Mittelfeld eine Erscheinung zu sehen, die von den Anamniern ererbt wurde. Wenn wir uns zwei Querschnitte durch den Blastoporus von Amphibienembryonen ansehen, so erkennen wir an diesen deutlich die Homologie dieser beiden Primitivstreifregionen. In der Textfigur S, I erkennen wir am Blastoporus genau dieselben Verhältnisse wieder, wie sie die Textfigur N, I (vgl. S. 69) vom Gecko zeigt. Der sogenannte Dotterpfropf stellt das Mittelfeld (*mf*) des Primitivstreifens der Amnioten dar, rechts und links davon treffen wir die Urmundspalte *w*, nach aussen von dieser das Randfeld *rf*, welches die Blastoporuslippe bildet.

Während in dieser Figur Randfeld und Mittelfeld noch neben einander in oberflächlicher Lage sich befinden, sind in Fig. S, II die Blastoporuslippen zur Berührung gekommen; hierbei ist das Randfeld *rf* mit zur Invagination gebracht, während das Mittelfeld, der sogenannte Dotterpfropf, von den vorwachsenden Blastoporuslippen in die Tiefe gedrängt und überwachsen ist. Wie bei den Amnioten treffen wir auch hier das Randfeld stets in Verbindung mit dem somatischen, das Mittelfeld oder den Dotterpfropf in Verbindung mit dem splanchnischen Blatt des prostominalen Mesoderms.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, was ich schon bei Ge-

legenheit der Geckoentwicklung betonte, dass der Primitivstreif der Amnioten kein einheitliches morphologisches Ganzes darstellt, sondern dem Dotterpfropf plus den Urmundlippen der Anamnier homolog ist.

Fig. S.

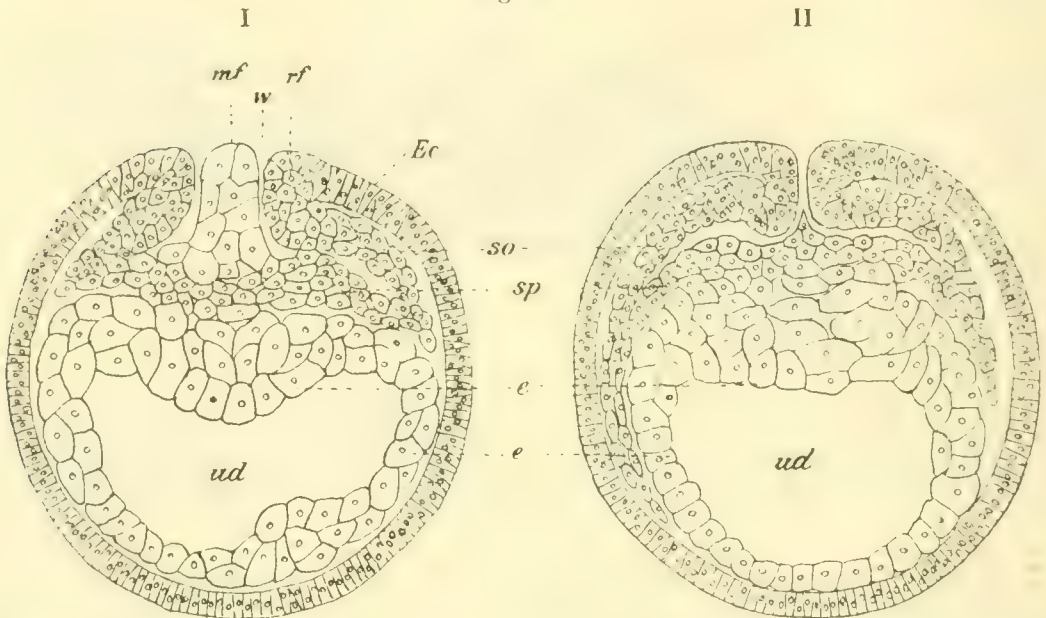


Fig. S, I u. II. Querschnitte durch die Urmundregion zweier Tritonembryonen im Gastrulastadium. I. Gastrula mit kreisförmiger Urmundspalte. II. Gastrula, deren Urmundlippen sich von jeder Seite her einander genähert haben und auf diese Weise zur Bildung einer Primitivrinne Veranlassung geben. *ud* Urdarmlumen, *Ec* Ektoderm, *mf* Mittelfeld (Entodermpfropf), in Fig. I zwischen den Blastoporuslippen hervorragend, in Fig. II in die Tiefe gedrängt, *rf* Randfeld, in Fig. II zum grössten Theil zur Invagination gekommen, *w* Urmundspalte, *so* somatisches, *sp* splanchnisches Blatt des prostomialen Mesoderms.

### Zusammenfassung.

Wenn ich es versuche, die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit in knapper Form zusammenzufassen, so verdienen folgende Punkte besonders hervorgehoben zu werden.

Der Gastrulationsprocess der Eidechse besteht wie auch bei andern Reptilien in einer engen Verbindung von Epibolie und Embolie. Die Epibolie setzt zuerst ein und führt zur Anlage der primären Keimblätter und der Primitivplatte. Letztere, welche den Blastoporus dieser epibolischen Gastrula darstellt, besteht aus einem entodermalen Zellmaterial, das nach unten in continuirlichem Zusammenhang mit dem blattartigen Entoderm steht.

Das Entoderm stellt demnach Anfangs ein völlig einheitliches

Keimblatt dar, das sich jedoch schon am Ende des ersten Stadiums, also bedeutend früher als beim Gecko, in ein primäres Entoderm oder Urdarmblatt (die Primitivplatte und die von ihr ausgehenden Bildungen) und ein secundäres Entoderm oder Dotterblatt scheidet, welches letztere wie beim Gecko als einfache Zellschicht unter der ganzen Embryonalanlage hinwegzieht.

Auch der Dotter ist als ein Theil des Entoderms anzusehen, dessen Verbindung mit dem übrigen Entoderm noch einige Zeit durch den Process der Nachfurchung vermittelt, mit dem Aufhören der letztern aber allmählich aufgehoben wird, abgesehen von der Region des Keimwalls.

Der Process der Nachfurchung wird durch die Dotterkerne unterhalten, an denen mitotische Theilung zu constatiren ist, bis sie nach Aufhören des Nachfurchungsprocesses allmählich der Degeneration anheimfallen.

Wie beim Gecko und der Schildkröte erfährt auch bei der Eidechse die Primitivplatte in der Zeit vor dem Auftreten der Invagination eine Verlagerung: Anfangs hinter dem Schild gelegen, rückt sie sehr bald in diesen hinein, so dass sie vorn und seitlich von diesem umfasst wird.

Sehr bald tritt zu der Epibolie, welche den Gastrulationsprocess einleitet, die Embolie hinzu, welche zur Einstülpung des Zellenmaterials der Primitivplatte und zur Bildung eines hohlen Urdarms führt. Der Durchbruch des Urdarms erfolgt bei der Eidechse jedoch bereits, bevor derselbe seine definitive Länge erreicht hat. In dem von mir beobachteten Stadium mit noch intactem Urdarm maass das Lumen desselben von der vordern Urmundlippe bis zur Spitze 0,6 mm (gegenüber 1,08 mm beim Gecko), doch weisen Beobachtungen anderer Autoren (WENCKEBACH) darauf hin, dass der Durchbruch in manchen Fällen noch etwas früher erfolgt.

Die erhalten gebliebene dorsale Urdarmwand wächst jedoch bei der Eidechse nach dem Durchbruch noch in derselben Weise weiter, wie das vor dem Durchbruch der Fall war, so dass in Folge dessen die Ausdehnung der obern Urdarmwand einige Zeit nach dem Durchbruch annähernd dieselbe ist wie beim Gecko und der Schildkröte. Die obere Urdarmwand reicht nach beendetem Wachsthum ziemlich bis an den vordern Schildrand, in der Breite bleibt sie nahe der Urdarmspitze ebenfalls wenig hinter der Breite des Schildes zurück.

Daraus geht hervor, dass auch bei der Eidechse dieselben Bil-

dungen aus dem primären Entoderm hervorgehen können wie bei den früher untersuchten Reptilien.

Entsprechend der geringern Ausdehnung des Urdarms beim Durchbruch erfolgt der letztere nicht unter so auffallenden Bildern wie beim Gecko und der Schildkröte. Für gewöhnlich kommt es nur zu einer sich allmählich erweiternden Durchbruchsöffnung, doch beweisen von WENCKEBACH und VIRCHOW beschriebene Fälle, dass auch das gleichzeitige Auftreten und spätere Zusammenfließen mehrerer Durchbruchsstellen vorkommt und somit eine wirkliche Verschiedenheit von dem Verhalten anderer Reptilien nicht existiert.

In Folge des Durchbruchs kommt es zu einer Vereinigung der Einstülpungshöhle mit dem subgerminalen Raum, welche nunmehr vereint die Urdarmhöhle repräsentieren, die von jetzt an wie bei den Selachiern ventral vom Dotter begrenzt wird. Der Eingang zum Urdarm erhält sich nach wie vor und wird zum KUPFFER'schen Gang. Dieser verläuft Anfangs schräg nach vorn und unten, nimmt aber allmählich wie bei den früher betrachteten Reptilien eine verticale Lage an, indem die Zellen seiner untern und hintern Wandung wieder in die Primitivplatte zurückweichen.

Die Form der Primitivplatte unterscheidet sich von Anfang an von derjenigen des Geckos und der Sumpfschildkröte, indem ihr die ausgedehnten Seitenflügel der letztern fehlen. In Folge dessen kann man hier von einer so ausgeprägten Sichelgestalt als Ausgangsform nicht sprechen. Während ferner bei jenen ein ausgesprochenes Längenzunehmen der freien Oberfläche der Primitivplatte zu constatieren war, bleiben sich bei der Eidechse die Breiten- und Längendimensionen derselben von Anfang an bis nach dem vollendeten Durchbruch annähernd gleich. Dieses Unterbleiben der Längenzunahme der Primitivplatte der Eidechse ist jedoch nur ein scheinbares. In Wirklichkeit findet hier eine ebenso rege Zellenvermehrung innerhalb der Primitivplatte statt wie bei andern Reptilien; während bei diesen jedoch die Epibolie hinter der Massenzunahme des Zellenmaterials der Primitivplatte zurückbleibt, halten beide Vorgänge bei jener annähernd gleichen Schritt; so muss bei ersteren eine Verlängerung der frei an die Oberfläche tretenden Primitivplatte zu Stande kommen, während bei der Eidechse die ursprünglichen Dimensionen gewahrt bleiben.

Eine Breitenabnahme der Primitivplatte erfolgt erst nach dem Durchbruch des Urdarms bei der Primitivrinnenbildung in Folge einer Ueberwachsung vom Ectoderm von den Seiten her.

Die Einstülpungsöffnung tritt in der Regel in Form einer kleinen,

sich allmählich erweiternden Delle, zuweilen aber von vornherein in Gestalt eines breiten Spaltes auf, der an die Sichelrinne anderer Reptilien erinnert. In jedem Falle aber nimmt die Urmundöffnung sehr bald die Form einer queren Spalte an, die sich nach dem Durchbruch nach hinten krümmt und sich allmählich jederseits über die gesamte Primitivplatte ausdehnt, so dass im XII. Stadium der Urdarmeingang eine fast geschlossene Ellipse darstellt, die der kreisförmigen Urmundspalte der Amphibien entspricht.

In Folge dieser Ausdehnung der Urmundspalte wird die Primitivplatte in zwei Zonen gegliedert, in ein Mittelfeld (Entodermpfropf), welches dem Dotterpfropf der Amphibien homolog ist, und ein Randfeld, welches den Urmundlippen der Amphibien entspricht. Genau dieselbe Gliederung des Primitivstreifens lässt sich an der Hand der Abbildungen KEIBEL'S, VAN BENEDEN'S und des Grafen SPEE auch bei den Säugern nachweisen.

Nehmen wir an, dass zur Zeit dieser Gliederung der Durchbruch des Urdarms noch nicht erfolgt wäre, so würden wir sehen, dass die Urmundspalte vorn in die weite Urdarmhöhle, seitlich in einen Spalt führt, der das prostomiale Mesoderm in ein oberes und unteres Blatt scheidet und als das Rudiment eines prostomialen Urdarmlumens aufzufassen ist. Dieses Verhalten beweist, dass das gesamte prostomiale Mesoderm als die Wandungen eines rudimentären hintern Urdarmabschnitts anzusehen ist. Dieselbe Auffassung gilt auch für die früher betrachteten Reptilien.

Die Endphase des Gastrulationsprocesses besteht in der Bildung und dem schliesslichen Schwund der Primitivrinne. Bei der Bildung derselben ist sowohl die Invagination wie die Epibolie bethelligt. Von beiden Seiten her rücken die Ektoderm lippen des Blastoporus gegen die Mediane vor; hierbei kommt es zur Invagination des Randfeldes, welches vorn in die obere Urdarmwand, hinten in das obere Blatt des prostomialen Mesoderms (in Wahrheit die obere Wand des prostomialen Urdarms) übergeht, sowie zu einer Ueberwachsung des Mittelfeldes, welches schliesslich ganz in die Tiefe gedrängt und in das untere Blatt des prostomialen Mesoderms (prostomialen Urdarms) aufgenommen wird. Mit dem Schluss der Primitivrinne verschwindet der Primitivstreifen als solcher; der Schluss der Rinne selbst erfolgt in einer Längsnaht, der Urmundnaht.

Das Homologon des Primitivstreifens der Amnioten bei den Anamniern ist zu suchen in dem Dotterpfropf (entsprechend dem Mittelfeld) plus den Urmundlippen (dem Randfeld der Amnioten entsprechend).

Das Mesoderm entsteht in vollkommener Uebereinstimmung mit den Verhältnissen beim Gecko.

Die Urdarmeinstülpung erfolgt nicht nur in der Region vor der Primitivplatte, sondern dehnt sich auch seitlich und hinter die Primitivplatte aus (prostomialer Abschnitt des Urdarms); während jedoch der vordere Urdarmabschnitt mit einem deutlichen Lumen ausgestattet ist, bleibt letzteres im prostomialen Abschnitt rudimentär und wird hier nur durch einen auf der Primitivplatte ausmündenden Spalt angedeutet.

Die Chorda entsteht im vordern Urdarmabschnitt aus dem axialen Abschnitt der obern Wand, im Bereich des Primitivstreifens aus der erst später zu schildernden Verwachsung der die Primitivrinne begrenzenden Theile der obern Urdarmwand, mit andern Worten des Randfeldes.

Das prostomiale Mesoderm entsteht aus der einfachen Umwandlung des gesammten prostomialen Urdarms mit Ausnahme der für die Chorda bestimmten Theile. Das gastrale Mesoderm wird in seiner ersten Anlage von den soliden Seitenflügeln des Urdarms gebildet, die jedoch vorn als secundäre Wucherungen auftreten. Nach dem Urdarmdurchbruch tritt zu dieser ersten Anlage ein Zuwachs, der dadurch gebildet wird, dass sich an den Seitenrändern des ehemaligen Urdarmlumens eine gegen die Chorda vorwachsende Falte erhebt, durch welche die gesammte obere Urdarmwand beiderseits von der Chorda unterwachsen wird. Die unterwachsene obere Urdarmwand wird zum somatischen Blatt, das obere Blatt der Urdarmfalte zum splanchnischen Blatt des Mesoderms. Mit Ausschluss vielleicht der Region vor den Mesodermplatten wird kein Theil des primären Entoderms zum definitiven Darmepithel, sondern letzteres geht aus dem secundären Entoderm hervor.

R o s t o c k, den 28. Februar 1895.

### Nachschrift.

Ich komme an dieser Stelle noch einmal auf den Theil der bereits S. 13 und 30 erwähnten LWOFF'schen Arbeit <sup>1)</sup> zurück, der die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse betrifft. Obwohl die eigenen Untersuchungen des Verf. an diesem Object sich ausschliesslich mit der Entstehung von Mesoderm und Chorda beschäftigen, deren eingehende Schilderung ich zur Vermeidung von Wiederholungen erst in einer spätern Abhandlung bringen werde, so habe ich doch schon jetzt das Bedürfniss, zu den LWOFF'schen Ergebnissen Stellung zu nehmen.

Wie erwähnt, gelangt Verf. auf Grund von Untersuchungen am *Amphioxus* und verschiedenen Wirbelthieren zu dem überraschenden Ergebniss, dass der Einstülpungsprocess bei den Wirbelthieren keine Gastrulation, sondern einen für alle Chordaten eigenthümlichen Vorgang darstellt, der mit der Gastrulation und der Bildung des Entoderms nichts zu thun hat. Fast ausschliesslich ruht dieser folgeschwere Satz auf der Behauptung, dass die dorsale Urdarmwand (dorsale Platte), die überhaupt allein (*Amphioxus* ausgenommen) an der Einstülpung betheiligt sein soll, eine ectodermale Bildung sei, eine Behauptung jedoch, deren Richtigkeit zu beweisen dem Verf. nach meiner Ueberzeugung auch nicht im entferntesten zu erbringen gelungen ist, so dass damit auch das erwähnte Schlussergebniss vollständig in der Luft steht. Allerdings wird von dem Verf. auch noch der im Wesentlichen schon früher von GOETTE und mir vertretene Satz, dass die dorsale Platte (dorsale Urdarmwand) nur Chorda und Mesoderm bilde, also nicht zur Anlage des künftigen Darmepithels beitrage, zur Stütze seines Hauptsatzes verwandt, doch kann derselbe doch erst ganz in zweiter Linie als Beweis gelten, nämlich nur für den Fall, dass die Richtigkeit der ectodermalen Entstehung der „dorsalen Platte“ erwiesen ist.

Was nun speciell den Versuch unseres Verf. anlangt, die Richtigkeit seiner Ansichten über die Gastrulation der Wirbelthiere auch an dem Beispiel der Eidechse zu erweisen, so stützt dieser Nachweis sich, da dem Autor selbst hierüber keine Beobachtungen zur Verfügung standen, in seinem wichtigsten Theil, dem Nachweis des ectodermalen Ursprungs der Primitivplatte, resp. der spätern dorsalen Urdarmwand,

---

1) B. LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. Moskau, 1894.

ausschliesslich auf die Angaben der frühern Forscher, welche uns jedoch, wie ich S. 28—30 auseinandersetzte, gerade über die frühesten Zustände der Primitivplatte nicht diejenige sichere Auskunft geben, deren der Verf. zum Beweis wohl bedurft hätte. Wenn LWOFF nun im Gegensatz zu MITSUKURI's und meinen Angaben über die Primitivplatte von *Chelonia*, *Cistudo* und *Platydictylus* auf Grund der Eidechsenliteratur für *Lacerta* eine anfängliche völlige Trennung der beiden primären Keimblätter auch im Bereich der Primitivplatte einfach annimmt und die letztere aus einer Wucherung der obern Keimschicht hervorgehen lässt, so muss ich diesen an sich schon schwachen Beweisversuch als vollständig gescheitert ansehen, da ich nachweisen konnte, dass auch bei der Eidechse von Haus aus ein Zusammenhang <sup>1)</sup> der Keimblätter an der Primitivplatte besteht und die letztere einen an die Oberfläche tretenden Theil des Entoderms darstellt. Kann aber der Primitivplatte kein ectodermaler Ursprung zuerkannt werden, so ist das natürlich ebenso wenig von dem aus ihr sich entwickelnden Kopffortsatz sowie der spätern obern Urdarmwand der Fall.

So ablehnend ich mich demnach gegenüber der Lehre LWOFF's verhalten muss, welche die ectodermale Natur der Primitivplatte und der dorsalen Urdarmwand behauptet, die Bedeutung der Invagination als Gastrulationssphase leugnet und in der Invagination lediglich die gemeinsame Anlage von Chorda und Mesoderm erblickt, so kann ich hinsichtlich der weitem LWOFF'schen Angabe, dass auch bei der Eidechse, wie ich es schon früher für *Platydictylus* und *Cistudo* nachgewiesen, die gesammte dorsale Urdarmwand zur Bildung von Chorda und Mesoderm verbraucht und das definitive Darmepithel vom secundären Entoderm (dem Entoderm LWOFF's) gebildet werde, nur meine Zustimmung erklären. Wie sich jedoch aus meinen bisherigen Arbeiten ergibt und noch mehr aus einer in Vorbereitung befindlichen Gesamtdarstellung der Mesodermbildung der Reptilien hervorgehen wird, weiche ich in Bezug auf sehr wichtige Details (so z. B. den von LWOFF behaupteten doppelten Ursprung des Mesoderms) sowie die Gesamtaufassung des Mesodermbildungsprocesses wesentlich von dem russischen Autor ab.

Die von LWOFF zum Behuf der Mesodermbildung theils an Sagittal-,

---

1) Anders, und zwar der LWOFF'schen Ansicht günstiger, liegen die Verhältnisse, wie ich demnächst zeigen werde, bei *Tropidonotus*, ohne dass sie aber deswegen die Annahme eines ectodermalen Ursprungs der Primitivplatte gestatteten.

theils an Querschnittserien studirten Embryonen gehören sämtlich der III. Entwicklungsperiode an (ausgenommen nur ein nicht abgebildeter und ganz kurz beschriebener Embryo, der dem II. oder III. Entwicklungsstadium der II. Periode zuzurechnen ist), so dass S. 48 des Textes vorstehender Arbeit den Namen anderer Autoren noch der Name LWOFF'S hinzuzufügen ist.

### Tafelerklärung.

#### Tafel 1—7 [19—25].

Bei sämtlichen Längsschnitten giebt der Pfeil die Richtung von hinten nach vorn an. Die den Figurennummern beigefügten römischen Ziffern bezeichnen die Altersstufen. Die abgebildeten Embryonen und Schnitte stammen von *Lacerta muralis* LAUR. (Menorca u. Bozen), *Lac. muralis* var. *lilfordi* (Isla del Ayre bei Menorca) und *Lac. viridis* GESN. (Bozen).

#### Durchgehende Bezeichnungen:

<i>ai</i> Ektoderm der Area intermedia,	<i>rf</i> Randfeld der Primitivplatte,
<i>dk</i> Dotterkern,	<i>s</i> Ektoderm des Schildes,
<i>do</i> Dotter,	<i>ud</i> dorsale Urdarmwand,
<i>e</i> Entoderm,	<i>usp</i> Urdarmspalte (Cölomspalte),
<i>e</i> , primäres Entoderm, Urdarmblatt,	<i>uv</i> ventrale Urdarmwand,
<i>e</i> ., secundäres Entoderm, Dotterblatt,	<i>w</i> Grenze zwischen Rand- und Mittelfeld der Primitivplatte (Urmundspalte),
<i>kf</i> Kopffortsatz,	<i>y</i> vordere, resp. seitliche Grenze zwischen Ektoderm und Primitivplatte,
<i>Kg</i> KUPFFER'scher Gang,	<i>z</i> hintere Grenze zwischen Primitivplatte und Ektoderm,
<i>mf</i> Mittelfeld, Entodermpfropf,	<i>zp</i> Zwischenplatte der oberen Urdarmwand,
<i>mgr</i> gastrales Mesoderm,	* Verlöthungsstelle des secundären Entoderms mit der Urdarmspitze.
<i>mp</i> Mittelplatte der oberen Urdarmwand, Chordaplatte,	
<i>mpr</i> prostomiales Mesoderm,	
<i>mw</i> Medullarwulst,	
<i>nz</i> Nachfurchungszelle,	
<i>pp</i> Primitivplatte,	

#### Tafel 1 [19].

Sämtliche Figuren wurden bei einer Vergrößerung von ZEISS aa, Oc. I gezeichnet.

Fig. 1. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 1 (Stadium I). Embryonalschild mit Primitivplatte. Letztere noch ohne Einstülpung

und unmittelbar hinter dem Schilde gelegen. Länge der Primitivplatte 0,29 mm, Länge des Schildes incl. Primitivplatte 1,54 mm. Medianer Längsschnitt in Fig. 32, Taf. 5, Text S. 26, 59.

Fig. 2. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 2 (Stadium II). Aehnlicher Embryonalschild. Die Primitivplatte, welche an ihrem Vorderende den ersten Anfang der Invagination zeigt, ist schon ein Stück in den Schild hinein gerückt. Wenn äusserlich die Primitivplatte auch als Primitivstreif erscheint, so erweist doch das Studium der Schnitte, dass die ektodermfreie Oberfläche derselben, die allein für die Messung der Primitivplatte der Reptilien zu Grunde zu legen ist, eine Breite von 0,36 mm bei einer Länge von 0,31 mm besitzt. Text S. 34, 35, 36, 59.

Fig. 3. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 3 (Stadium II). Die Primitivplatte ist noch etwas weiter in den Schild hineingerückt, die Einstülpung ist deutlicher geworden. Die Primitivplatte erscheint im Flächenbilde viel umfangreicher, als sie in Wirklichkeit ist, da, wie der Längsschnitt Fig. 34, Taf. 5 zeigt, schon ansehnliche Theile derselben vom Ektoderm überwachsen sind. Die Länge der scheinbaren Primitivplatte, am Flächenpräparat gemessen, betrug 0,75 mm bei einer Schildlänge von 1,58 mm; die wirkliche ektodermfreie Oberfläche derselben hatte dagegen nur eine Länge von 0,16 mm bei einer Breite von 0,24 mm an Schnitten gemessen. Text S. 34, 35, 36, 59.

Fig. 4. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 1 (Stadium II). Hinterende eines Embryonalschildes mit der Primitivplatte, die nunmehr schon zur Hälfte im Schilde liegt. Die Urdarmdelle hat annähernd dieselbe Tiefe wie beim vorigen Embryo. Schildlänge nicht feststellbar. Länge der scheinbaren Primitivplatte, am Flächenpräparat gemessen, 0,7 mm, Breite derselben 0,65 mm, Länge der wirklichen Ausdehnung der Primitivplatte, an Schnitten gemessen, 0,20 mm, Breite derselben 0,29 mm. Längsschnitt ähnlich Fig. 34, Taf. 5, Text S. 34, 35, 59.

Fig. 5. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 25 (Stadium II). Besonders grosser Embryonalschild mit Primitivplatte, die bereits vollständig in den erstern hineingerückt ist und damit ihre definitive Lage erreicht hat. Die dellenförmige Einstülpung ist noch sehr seicht. Länge des Schildes 2,08 mm, Breite desselben 1,8 mm, Länge der scheinbaren Primitivplatte 0,65 mm, Länge der wirklichen 0,5 mm. Medianer Längsschnitt in Fig. 33, Taf. 5, Text S. 35, 57, 59.

Fig. 6. *Lac. viridis* (Bozen), Embryo No. 15 (Stadium IV). Embryonalschild mit ausgebildetem, aber noch nicht durchgebrochenem Urdarm. Der Eingang zum Urdarm erschien als eine quere Spalte von beträchtlicher Breite am Hinterrand des Schildes. Die Schildmitte zeigt eine leichte Erhebung, die durch den Urdarm bewirkt wird. Medianerschnitt in Fig. 36, Taf. 6. Die Eingangsöffnung zum Urdarm war 0,24 mm breit, doch setzte sie sich jederseits noch als eine allmählich flacher werdende Rinne fort, mit welcher die gesammte Breite der Urmundspalte 0,50—0,55 mm betragen würde. Die Länge der wirklichen ektodermfreien Primitivplatte betrug 0,17 mm, während die Breite derselben nicht sicher festgestellt werden konnte, mindestens aber 0,3 mm

betrug. — Genau dasselbe Oberflächenbild wurde auch für zwei Embryonen von *Lac. viridis* aus dem VI. Stadium beobachtet. Text S. 41, 64.

Fig. 7. *Lac. viridis* (Bozen), Embryo No. 13 (Stadium V). Embryonalschild mit eben durchgebrochenem Urdarm. Länge des Schildes 1,36 mm, Breite desselben 1,08 mm. Länge der Primitivplatte (an Schnitten gemessen) 0,19 mm, Breite derselben 0,40 mm. Medianschnitt in Fig. 37, Taf. 6, Text S. 43, 44, 64.

Fig. 8. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 8 (Stadium VI). Der Durchbruch des Urdarms ist weiter fortgeschritten. Die Schildmitte zeigt noch, wie in den beiden vorigen Figuren, eine leichte mediane Erhebung, welche durch die Urdarmeinstülpung hervorgerufen wird. Länge des Schildes 1,62 mm, Breite desselben 1,39 mm. Länge der wirklichen Primitivplatte (an Schnitten gemessen) 0,22 mm, Breite derselben ca. 0,17 mm. Text S. 54, 64.

Fig. 9. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 9 (Stadium VII). Embryo im Stadium der Mesodermbildung. Rechts und links von der Mittellinie erkennt man die äussern Mesodermplatten oder Rückenwülste, zwischen denselben die Rückenrinne. Länge des Schildes 1,41 mm, Breite desselben 1,07 mm. Länge der wirklichen Primitivplatte 0,18 mm (an Schnitten gemessen), Breite derselben ca. 0,13 mm. Querschnitt in Fig. 41, Taf. 7, Text S. 53, 54, 64.

Fig. 10. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 10 (Stad. VII). Ähnlicher Embryo. Schildlänge 1,07 mm, Schildbreite 0,9 mm. Länge der wirklichen Primitivplatte (an Schnitten gemessen) 0,20 mm, Breite derselben 0,07 mm. Querschnitt in Fig. 42, Taf. 7, Text S. 53, 54, 64.

## Tafel 2 [20].

Sämtliche Figuren sind bei einer Vergrösserung von ZEISS aa, Oc. I gezeichnet.

Fig. 11. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 14 (Stadium VIII). Embryo ähnlich dem vorigen, dessen Urmundspalte sich jedoch hufeisenförmig nach hinten zu krümmen beginnt. Länge des Schildes 1,22 mm, Breite desselben 0,97 mm. Länge der ektodermfreien Primitivplatte 0,24 mm, Breite derselben 0,15 mm. Text S. 53, 65.

Fig. 12. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 16 (Stadium IX—X). Die Mesodermplatten haben sich der Mittellinie genähert; das durch die erstern auf den vorhergehenden Stadien bedingte Relief ist geschwunden, indem inzwischen die Medullarplatten angefangen haben sich auszuprägen und die Mesodermwülste zu verwischen. Die Urmundspalte ist scharf nach hinten geknickt. Vor dem Embryo erkennt man die Anlage des Kopfamniens, welches in der vordersten Schildregion entstanden ist. Länge des Embryos exclus. Amnion 0,97 mm, mittlere Breite 0,54 mm. Text S. 65.

Fig. 13 a, b. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 9 (Stadium XI). Die Medullarwülste treten schon deutlicher hervor; zwischen ihnen liegt die Medullarrinne, die direct aus der frühern Rückenrinne hervorge-

gangen ist. Wichtig sind die Verhältnisse der Urmundspalte, die sonst ebenso beschaffen ist wie beim vorigen Embryo, sich jedoch hier als deutliche Spalte bis an das Hinterende des Embryos verfolgen lässt. Zwischen ihren beiden Schenkeln eingeschlossen liegt das Mittelfeld (Entodermpfropf) der Primitivplatte. Vor dem Embryo erblickt man die Amnionanlage. In der Umgebung des Embryos erkennen wir den Mesodermhof, die Ausbreitung des Mesoderms in der Area intermedia. Bei der Ansicht von unten (13b) bemerken wir vorn die Anlage des Kopfdarms, hinten auf der Primitivplatte die untere Oeffnung des Canalis neurentericus. Länge des Embryos excl. Amnion 0,97 mm, mittlere Breite des Embryos 0,5 mm. Text S. 65, 67.

Fig. 14. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 15 (Stadium XII). Embryo mit elliptischer Urmundspalte, welche das Mittelfeld zwischen sich fasst. Medullarwülste kräftig ausgebildet und von jeder Seite her die Primitivplatte umfassend. Länge der Primitivplatte 0,25 mm, Breite derselben 0,08 mm. Querschnitte durch die Primitivplatte in Fig. 45, Taf. 7. Text S. 65, 67.

Fig. 15. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 12 (Stadium XII). Gleichaltriger Embryo mit winklig gebogener Urmundspalte. Länge des Embryos excl. Amnion 1,39 mm. Medianer Längsschnitt in Fig. 39, Taf. 6. Text S. 65, 67.

Fig. 16. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 11 (Stadium XII). Gleichaltriger Embryo mit elliptisch gebogener Urmundspalte. Länge desselben excl. Amnion 1,44 mm. Text S. 65 ff.

Fig. 17. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 5 (Stadium XII). Die äussern Ränder der Urmundspalte haben die Primitivplatte in deren vordern Bereich von jeder Seite her überwachsen, und es ist so in der betreffenden Region zur Bildung einer kurzen Primitivrinne gekommen, welche an ihrem vordern Ende den obern Eingang zum Canalis neurentericus aufweist. Die Medullarwülste treten von jeder Seite her bis an die Primitivrinne hinan. Das Amnion beginnt den Kopftheil des Embryos zu überwachsen. Länge des Embryos, soweit derselbe noch nicht vom Amnion bedeckt ist, 1,36 mm. Text S. 66, 67.

Fig. 18. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 17 (Stadium XII). Ähnlicher Embryo mit längerer Primitivrinne, an deren Vorderende man wieder den Eingang zum Canalis neurentericus bemerkt. Die Medullarwülste haben sich einander genähert. Die Medullarrinne ist tiefer geworden. Länge des Embryos, soweit derselbe noch nicht vom Amnion bedeckt ist, 1,36 mm. Länge der ektodermfreien Primitivplatte 0,22 mm. Text S. 67.

Fig. 19. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 4 (Stadium XII). Ähnlicher Embryo wie in Fig. 15. Länge des Embryos excl. Amnion 1,36 mm. Text S. 65.

### Tafel 3 [21].

Sämmtliche Figuren wurden bei einer Vergrösserung von ZEISS aa, Oc. I gezeichnet.

Fig. 20 a, b. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 13 (Stadium XIII). Die Medullarwülste haben sich in der Nackenregion stark genähert, so dass hier die Medullarrinne ihrem Schluss entgegengeht. Die Medullarwülste treten hinten unmittelbar an die Primitivrinne hinan. Vor der letztern liegt eine tiefe Delle im Boden der Medullarrinne, in deren Grunde der Eingang zum Canalis neurentericus liegt. Das Amnion bedeckt bereits  $\frac{1}{3}$  des Körpers. Der Mesodermhof ist vor dem Embryo soeben zu einem Kreise geschlossen. Aus der Ventralansicht Fig. 20 b erkennt man, dass der ganze Kopftheil tief in den Dotter eingesunken ist und ferner die Augenblasen aufgetreten sind. Die Mitte der Ventralseite wird von einer seichten Rinne, der Darmrinne, eingenommen, an deren Hinterende man die untere Oeffnung des Canalis neurentericus erblickt. Länge des Embryos, soweit derselbe im Niveau der Keimscheibe lag, ca. 1 mm. Text S. 66, 67.

Fig. 21. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 10 (Stadium XIII). Ähnlicher Embryo mit tief in den Dotter gesunkenem Kopfende. Die Urmundlippen haben sich in der vordern Hälfte der Primitivplatte zur Primitivrinne genähert, während sie hinten noch stark divergiren. Länge des Embryos vom Hinterrand des Amnions an gemessen 0,9 mm. Text S. 66, 67.

Fig. 22. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 20 (Stadium XIV). Vorderende stark in den Dotter eingesunken und vom Amnion bedeckt. Medullarrinne in der Nackenregion fast geschlossen, hinten weit offen. Primitivrinne deutlich und sehr lang, mindestens 0,22 mm. Vor derselben der Eingang zum Canalis neurentericus als eine V-förmig gebogene Oeffnung im Grunde der Medullarrinne. Querschnitte durch die Primitivrinne in Fig. 46, Taf. 7. Text S. 66, 67.

Fig. 23. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 18 (Stadium XIV). Ein ungefähr gleichaltriger Embryo, bei dem der Kopftheil nicht in den Dotter eingesunken ist, wie das in den drei letzten Figuren der Fall war. Das Amnion bedeckt den grössten Theil der Kopfregion. Die Medullarrinne ist, abgesehen vom Vorderkopf, bis auf eine feine Spalte geschlossen, welche unmittelbar vor der Primitivplatte ein wenig weiter wird. An dieser Stelle liegt die obere Oeffnung des Canalis neurentericus. Nach hinten von demselben ist eine feine Primitivrinne zu beobachten, die bis an das Hinterende des Embryos reicht. Bei auffallendem und durchfallendem Licht liessen sich vier wohl gesonderte Ursegmentpaare sicher constatiren, doch liegt möglicher Weise vor den gezeichneten noch ein weiteres Paar. Die Ursegmente treten bei der Eidechse übrigens selten so schön im Oberflächenbilde hervor. Länge des Embryos 1,87 mm, mittlere Breite ca. 0,5 mm. Entfernung des Canalis neurentericus vom Hinterende 0,28 mm. Text S. 66.

Fig. 24 a, b. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 19 (Stadium XIV). Ganz ähnlicher Embryo, dessen Vorderende nur tief in den Dotter eingesunken ist, so dass das Amnion ganz im Niveau der Keimscheibe liegt. Primitivrinne in Form einer feinen, aber sehr deutlich begrenzten nahtartigen Furche bis an das Hinterende reichend. Hinter dem freien Rande des Amnions liessen sich zwei Ursegmentpaare erkennen. In

der Ventralansicht (Fig. 24 b) erkennt man am Hinterende des Embryos eine wulstförmige Verdickung, den Endwulst, welche dadurch bedingt wird, dass durch die mächtige Ausbildung der Medullarwülste das Primitivplattenmaterial nach unten gedrängt wird (cf. Fig. 47 c). Vor dem Endwulst erkennt man die ventrale Ausmündung des Canalis neurentericus. Text S. 66, 67.

Fig. 25. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 35 (Stadium XV). Embryo mit vorgerückter Amnionbildung, auch die seitlichen Falten haben sich erhoben. Primitivrinne sehr lang. Embryo 1,36 mm lang. Querschnitte durch die Primitivplatte eines ganz ähnlichen Embryos in Fig. 47, Taf. 7. Text S. 66.

Fig. 26 a, b. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 22 (Stadium XVI). Das Vorderende des Embryos hat sich auf die Seite gelegt, die Amnionfalten lassen nur das Hinterende frei, auf dem man die Schlussnaht der Medullarrinne erkennt, die sich hinten noch zu einer rundlichen Oeffnung erweitert, die der Stelle entspricht; an der man vom Boden der Medullarrinne aus in den Canalis neurentericus gelangt. Hinter der erwähnten rundlichen Oeffnung folgt eine lange Primitivrinne, die bis an eine rundliche Zellanhäufung am Hinterende zu verfolgen ist, welche die Allantoisanlage darstellt. Fig. 26 b zeigt denselben Embryo von der Ventralseite. Wir erkennen die Darmrinne, auf dem Boden derselben eine Anzahl von Ursegmentpaaren, hinten die Allantoisanlage, davor den Endwulst und an dem vordern Abfall desselben die ventrale Oeffnung des Canalis neurentericus. Länge des Embryos 1,8 mm, Länge der Primitivrinne ca. 0,22 mm. Text S. 67.

Fig. 27 a, b. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 11 (Stadium XVI) mit 7—8 äusserlich sichtbaren Ursegmentpaaren. Sonst ebenso wie vorher, nur die Amnion- sowie Allantoisbildung etwas vorgeschritten. Die Allantoisanlage ist schärfer umgrenzt und beginnt, wie Fig. 27 b zeigt, ventralwärts zu wandern. Der quere bogenförmige Rand zwischen Allantois und Endwulst ist der vordere Rand der eben angelegten Schwanzdarmfalte. Vor dem Endwulst erkennt man wieder die ventrale Oeffnung des Canalis neurentericus. Text S. 67.

#### Tafel 4 [22].

Fig. 28. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 6 (Stadium I). Derselbe stand auf dem Stadium einer kreisrunden Keimscheibe von 5,3 mm Durchmesser, an der ein Embryonalschild äusserlich ebenso wenig hervortrat, wie eine Primitivplatte. Die Keimscheibe wurde parallel der kurzen Eiachse, also ebenfalls parallel der Medianebene des künftigen Embryos in eine Serie von Längsschnitten zerlegt, aus der die folgenden Abbildungen stammen.

28 a. Medianer Längsschnitt durch die Region des Schildes (s) und der Primitivplatte (pp). Vergrösserung ZEISS CC, Oc. 1. Text S. 7—10, 16, 20.

28 b. Primitivplatte eines Nachbarschnittes bei einer Vergrösserung von ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 10, 20, 55.

28 c. Keimwall desselben Schnittes. Unterhalb desselben plasma-reiche Dotterkerne. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 14, 16.

28 d. Knospung von Nachfurchungszellen an der Grenze von Area intermedia und Schild. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17, 19.

28 e. Knospungszone der Dotteroberfläche aus der Area intermedia eines Nachbarschnittes. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17, 19.

28 f. Knospe der Dotteroberfläche mit 3 Kernen aus der peripheren Schildregion. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17, 19.

28 g. Knospungszone aus der Region des proximalen Keimwalls. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17, 19.

28 h. Knospungszone der Dotteroberfläche aus der Region der Schildmitte. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17, 19.

28 i. Stäbchenförmige Dotterkerne aus der Area intermedia. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17.

28 k. Ähnlicher aber grösserer Kern aus dem Dotter der Area intermedia. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17.

28 l. Gruppe von Dotterkernen aus der Schildregion. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17.

28 m. Grösserer Dotterkern aus der Area intermedia. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17.

Andere Abbildungen aus dieser Schnittserie finden sich unter gleicher Figur-Nummer auf Taf. 5 und 6.

Fig. 29. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 26 (Stadium I). Keimscheibe von 5,2 mm Länge und 6,00 mm Breite, ohne besondere Merkmale. Medianer Längsschnitt durch Embryonalschild und Primitivplatte. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 22, 55.

Fig. 30. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 29 (Stadium I). Keimscheibe von gleicher Ausdehnung, ohne äusserlich erkennbare Anlage von Schild und Primitivplatte. Medianer Längsschnitt durch den Schild und die Primitivplatte. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 10, 23, 55, 56.

#### Tafel 5 [23].

Fig. 28. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 6 (Stadium I). Fortsetzung von Fig. 28 auf Taf. 4.

28 n. Dotteroberfläche aus der Region des Keimwalls mit plasmareichen Dotterkernen. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 16, 17.

28 o. Einzelne plasmareiche Dotterkerne aus derselben Region desselben Schnittes. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 16, 17.

28 p. Dotteroberfläche aus der Region des proximalen Keimwalls mit einem plasmaarmen und einem plasmareichen Dotterkern. Ersterer im Spindelstadium, letzterer anscheinend ebenfalls in Vorbereitung zur mitotischen Theilung. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 16, 21.

28 q. Dotteroberfläche aus der Region des mittleren Keimwalls mit einem plasmareichen Dotterkern im Spindelstadium. Vergr. ZEISS Immers  $1/_{18}$ , Oc. 2. Text S. 16, 22.

Fig. 31. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 27 (Stadium I). Kreis-

runde Keimscheibe von 5 mm Durchmesser, auf der die Schildanlage äusserlich soeben als eine ovale weissliche Stelle mit undeutlichen Contouren hervortrat; am Hinterrand derselben eine quer nach vorn gebogene Rinne, die jedoch auf den Schnitten nur undeutlich nachweisbar war. Medianer Längsschnitt durch die Primitivplatte. Von der letztern hat sich soeben das secundäre Entoderm ( $e''$ ) als besondere Zellschicht abgegrenzt. Bei  $nz$  tritt ein Strang von Nachfurchungszellen in den Verband des secundären Entoderms ein. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 10, 20, 25.

Fig. 32. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 17 (Stadium I). Medianer Längsschnitt durch den in Taf. 1, Fig. 1, abgebildeten Embryo. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 10, 20, 26, 55.

Fig. 33. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 25 (Stadium II). Medianer Längsschnitt durch den in Fig. 5, Taf. 1 abgebildeten Embryo. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 35, 55, 57, 59.

Fig. 34. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 3. Medianer Längsschnitt durch den in Fig. 3, Taf. 1 abgebildeten Embryo. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 36.

#### Tafel 6 [24].

Fig. 28. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 6 (Stadium I). Fortsetzung von Fig. 28 auf Taf. 4 und 5.

28r und s. Knospungsvorgänge an der Dotteroberfläche aus der Area intermedia. Vergr. ZEISS DD, Oc. 2. Text S. 17, 19.

Fig. 35. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 30 (Stadium II). Embryonalschild mit querer, rinnenförmiger Urdarmeinstülpung. Medianer Längsschnitt. Vergr. ZEISS DD, Oc. 1. Text S. 18, 33, 36.

Fig. 36. *Lac. viridis* (Bozen), Embryo No. 15 (Stadium IV). Embryonalschild mit ausgedehnter Urdarmeinstülpung und queren, spaltförmigem Urdarmeingang. Oberflächenansicht in Fig. 6, Taf. 1. Der Embryo wurde in Längsschnitte zerlegt, die jedoch nicht genau parallel der Medianebene ausfielen. Die Figur, welche einen Medianerschnitt darstellt, musste daher durch Combination der Schrägschnitte gewonnen werden. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 41, 48.

36a. Diese Figur giebt über die Art und Weise Auskunft, wie die Fig. 36 durch Combination gewonnen wurde. In derselben ist die Ausdehnung des Urdarmlumens auf den fünf wichtigsten Schnitten mit gebrochenen Linien angedeutet. Die Linie 1 umschreibt das Urdarmlumen auf Schnitt 34, 2 auf Schnitt 45, 3 auf Schnitt 47, 4 auf Schnitt 49, 5 auf Schnitt 54. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 41.

Fig. 37. *Lac. viridis* (Bozen), Embryo No. 13 (Stadium V). Medianer Längsschnitt durch den in Fig. 7, Taf. 1 abgebildeten Embryo. Länge des Schildes 1,36 mm, Breite desselben 1,1 mm. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 44, 48, 50, 53.

Fig. 38. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 7 (Stadium XI). Oberflächenbild ähnlich Fig. 13, Taf. 2. Medianer Längsschnitt durch den

KUPFFER'schen Gang, aus einer Querschnittserie rekonstruiert. Querschnitte aus dieser Region in Fig. 44, Taf. 7. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 48.

Fig. 39. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 12 (Stadium XII). Medianer Längsschnitt durch den KUPFFER'schen Gang des in Fig. 15, Taf. 2 abgebildeten Embryos. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 47, 48.

#### Tafel 7 [25].

Fig. 40. *Lac. viridis* (Bozen), Embryo No. 14 (Stadium VI). Medianer Längsschnitt. Oberflächenbild ähnlich Fig. 7, Taf. 1. Text S. 47, 48, 50.

Fig. 41. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 9 (Stadium VII). Querschnitt durch den durchgebrochenen Urdarm des in Fig. 9, Taf. 1 abgebildeten Embryos. Der Querschnitt liegt 41 Schnitte vor der vordern Urmundlippe und ist nur zur Hälfte gezeichnet. Die Mitte liegt bei *mp*. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 53, 54.

Fig. 42. *Lac. lilfordi* (Isla del Ayre), Embryo No. 10 (Stadium VII). Querschnitt durch den durchgebrochenen Urdarm des in Fig. 10, Taf. 1 abgebildeten Embryos. Der Schnitt liegt 60 Schnitte vor der vordern Urmundlippe. Die Mitte liegt bei *mp*. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 53, 54.

Fig. 43 a—e. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 14 (Stadium VIII). Querschnitte durch die Region der Primitivplatte des in Fig. 11, Taf. 2 abgebildeten Embryos. Die mit — bezeichneten Schnitte liegen hinter, die mit + bezeichneten vor der vordern Lippe des KUPFFER'schen Ganges. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 69, 70.

Fig. 44 a—c. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 7 (Stadium XI). Querschnitte durch die Region der Primitivplatte eines Embryos, der äusserlich der Fig. 13, Taf. 2 glich. Bezeichnung der Schnitte wie in voriger Figur. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 70.

Fig. 45 a—e. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 15 (Stadium XII). Querschnitte durch die Region der Primitivplatte des in Fig. 14, Taf. 2 abgebildeten Embryos. Schnittbezeichnung wie in Fig. 43. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 65, 67, 70.

Fig. 46 a, b. *Lac. muralis* (Bozen), Embryo No. 20 (Stadium XIV). Querschnitte durch die Region der Primitivplatte des in Fig. 22, Taf. 3 abgebildeten Embryos. Schnittbezeichnung wie in Fig. 43. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 67, 71.

Fig. 47 a—d. *Lac. muralis* (Menorca), Embryo No. 36 (Stadium XV). Querschnitte durch die Region des Primitivstreifens eines Embryos, der äusserlich der Fig. 25, Taf. 3 ähnlich war. Schnittbezeichnung wie in Fig. 43. Vergr. ZEISS CC, Oc. 2. Text S. 67, 72.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten*

# Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden.

Von

Dr. Ernst Zerneck.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Hierzu Tafel 8—15.

---

Nachdem mit Hülfe der Chromsilbermethode GOLGI's die Erkenntniss auf dem Gebiet des gesammten Nervensystems der Vertebraten bedeutend gefördert und erweitert worden war, lag es nahe, diese bewährte Untersuchungsmethode auch dem Studium des Nervensystems der Evertebraten dienstbar zu machen. FRIDTJOF NANSEN gebührt das Verdienst, zuerst bei Wirbellosen die GOLGI'sche Methode mit Erfolg versucht zu haben. Im Anschluss hieran sind im letzten Jahrzehnt von verdienstvollen Forschern, wie RETZIUS, v. LENHOSSÉK, SMIRNOW u. A., auch bei den Evertebraten (Annulaten, Mollusken und Arthropoden) sowohl durch die GOLGI'sche Chromsilber- als auch durch die EHRLICH'sche Methylenblaumethode Erfolge erzielt worden, die denen bei den Vertebraten in nichts nachstehen.

Da bei den Plathelminthen trotz zahlreicher neuerer Arbeiten in Bezug auf die feinere Structur des centralen Nervensystems noch Vieles dunkel geblieben ist und von dem peripheren überhaupt nichts Sicheres gefunden wurde, so ist es mit Freude zu begrüßen, dass beide Methoden auch bei dieser wichtigen Thierclassen ihre anerkannten Eigenschaften bewährten und uns zur weitem Erkenntniss der einheitlichen Principien in der thierischen Organisation verhalfen.

Meines Wissens hat bisher Niemand weder bei Cestoden noch bei Plathelminthen überhaupt eine der beiden Methoden mit Erfolg in Anwendung gebracht. Herr Prof. Dr. BLOCHMANN ist der Erste, welcher schon vor Jahren an Cestoden (*Taenia cucumerina*) und im Sommer

vorigen Jahres an verschiedenen andern Formen, so *T. serrata*, *Cysticercus cellulosae* und *Ligula* mittels der Methylenblau- und Chromsilbermethode distincte Imprägnirungen gewisser Zellen und Nerven erreichte.

Bevor ich die nachstehenden Resultate meiner im Zoologischen Institut der Universität Rostock gemachten Untersuchungen der Oeffentlichkeit übergebe, ist es mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen, sowohl für die liebenswürdige Ueberlassung der von ihm gemachten Befunde als auch für das Wohlwollen und Interesse, welches er mir bei meinen zoologischen Studien im hiesigen Institut und besonders während der Anfertigung dieser Arbeit entgegenbrachte.

Zur Untersuchung gelangten folgende Cestoden: *Ligula monogramma* und *digramma*, *Schistocephalus dimorphus*, *Triaenophorus nodulosus*, *Taenia serrata* und *cucumerina*, *Cysticercus cellulosae* und *pisiformis*.

Was die Untersuchungsmethode betrifft, so erreichte ich mit der schnellen GOLGI'schen Methode, welche ich bei *Ligula* und *Schistocephalus* ausschliesslich anwandte, die besten Resultate. Da man bei der bekannten Launenhaftigkeit der GOLGI'schen Methode eine grosse Menge frischen Untersuchungsmaterials zur Verfügung haben muss und dies aus den Cestoden der Säugethiere sehr schwer in genügender Menge zu beschaffen ist, so kam mir das in Rostock ungemein häufige Vorkommen von *Ligula* sehr zu statten. Die hier während des ganzen Jahres zu Markt kommenden Plötzen (*Leuciscus rutilus*) sind in hohem Grade mit *Ligula*-Larven inficirt und dann an dem aufgetriebenen Abdomen leicht von den gesunden Fischen zu unterscheiden. Ausser dem häufigen Vorkommen und der guten Schnittfähigkeit, welche die mit der GOLGI'schen Methode behandelten *Ligula*-Stücke erlangen, bot dieser Parasit gerade für unsere Untersuchung noch wesentliche andere Vortheile.

Die noch nicht geschlechtsreifen Thiere erleichtern im Gegensatz zu andern Cestoden das Studium des Parenchyms sowie der Musculatur und des Nervensystems ganz wesentlich, und ferner ist ihr Aufenthalt im freien Raum der Leibeshöhle ihres Wirthes insofern von günstigem Einfluss auf die Untersuchung, als sie nicht mit Fetttröpfchen erfüllt sind, die sich bei den im Darm lebenden Bandwürmern unter der Osmiumeinwirkung intensiv schwärzen und so das Studium der Präparate erheblich erschweren. Es gelingt zwar, das

bei Cestoden aus dem Darmcanal durch Osmiumsäure geschwärzte Fett durch längeres Liegenlassen der Schnitte in altem Terpentinöl zu entfärben, doch leidet die Imprägnirung dabei immer mehr oder weniger Schaden.

Die der Leibeshöhle frisch entnommene *Ligula* wurde zur Vermeidung starker Contraction mässig gespannt in dem Chrom-Osmiumgemisch (4:1) abgetödtet. Nach 1—2 Stunden nahm ich die Thiere aus dieser Lösung wieder heraus, um sie in ca. 1 cm lange Stücke zu zerschneiden und in neuer Lösung auf 3—4 Tage in den auf 25° C regulirten Wärmeschränk zu bringen. Ein längeres Verweilen im Wärmeschränk ist nicht nöthig, scheint sogar auf das Gelingen der Imprägnirung nachtheilig zu wirken. Die mit Fliesspapier abgetrockneten *Ligula*-Stücke wurden darauf in eine 0,75-proc. Silbernitratlösung (auf 200 g 1 Tropfen Acid. formicic. nach RAMÓN Y CAYAL) gebracht, nachdem sie vorher zur Vermeidung zu reichlicher Niederschläge mit schon einmal gebrauchter Lösung abgespült worden waren. In der Silberlösung blieben die Stücke 2—3 Tage, um dann, in Leber eingeklemmt, in feine Quer- und Längsschnitte zerlegt zu werden. Kleinere Objecte, wie *Schistocephalus* und *Triaenophorus*, bettete ich nach kurzer Entwässerung in absolutem Alkohol in einige Tropfen Celloidin ein, um dann ebenfalls zwischen Leber feine Schnitte anzufertigen.

Die Schnitte wurden zunächst in Nelkenöl aufgehellt, auf die Imprägnirung geprüft und dann, falls eine brauchbare Färbung erreicht war, mit dem Hydrochinon-Entwickler (nach KALLIUS) entwickelt und in Damarlack unter dem Deckglas eingeschlossen. Da bekanntlich für dieses Reductionsverfahren nur dünn ausgefallene Schnitte geeignet sind — dickere werden undurchsichtig und zum Studium für feinere Verhältnisse unbrauchbar —, so kann ich zur Conservirung dickerer Schnitte das von Herrn Prof. BLOCHMANN zuerst angewandte Einschliessen in Paraffinum liquidum sehr empfehlen. Nach dem Entwässern in Xylol kommen die Schnitte in einen Tropfen Paraff. liquid. auf den Objectträger, werden dann mit einem Deckglas bedeckt, welches ich mit Lack etc. umrandete. Das Lichtbrechungsvermögen von Paraff. liquid. ist zwar nicht so gross wie das der gewöhnlichen Einbettungsmittel, doch immerhin stark genug, um auch noch dickere Schnitte durchsichtig zu machen. Der Vorthail vor den andern Einschlussmitteln liegt aber darin, dass auch an den nicht entwickelten Schnitten die Imprägnirung unter dem Deckglas völlig erhalten bleibt. Ich besitze jetzt Präparate, welche schon seit 4—5 Monaten auf diese Weise

eingeschlossen sind, ohne dass etwas von der Imprägnirung verschwunden wäre.

Mit der Methylenblau-Methode, welche zur Bestätigung und Ergänzung der nach dem GOLGI'schen Verfahren gemachten Befunde vorzügliche Dienste leistete, behandelte ich die übrigen oben genannten Cestoden mit Ausnahme von *Ligula* und *Schistocephalus*.

Ich legte kleinere Stücke der Würmer oder von den Cysticerken die ganzen ausgestülpten Thiere nebst der Blase auf den Objectträger in einige Tropfen einer 0,1—1proc. Lösung von Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung. Die Färbung tritt dann, falls die Objecte überhaupt für diese Methode geeignet sind, nach 2—24 Stunden ein. Bei fortgesetzter Beobachtung solcher Präparate bemerkt man nach gewisser Zeit schon mit schwacher Vergrösserung eine deutliche Färbung gewisser Zellen (der Myoblasten); jetzt ist der für die Untersuchung günstige Augenblick gekommen. Nach Auflegen eines Deckglases erkennt man auch bald ausser den schön blau gefärbten äussern Ring- und Längsmuskelfasern nebst deren Myoblasten einzelne gut imprägnirte Sinneszellen und Nervenfasern. Ich habe einen Theil meiner Untersuchungen und Zeichnungen an diesen frischen Präparaten ausgeführt, doch auch, wegen der schnellen Vergänglichkeit der guten Färbung unter dem Deckglase, Fixirungen mit pikrinsaurem Ammonium vorgenommen und so brauchbare, in Glycerin conservirte Dauerpräparate erhalten.

Zur Controle der mit den beiden Methoden gewonnenen Resultate, und um mich jederzeit über die feinere Anatomie fraglicher Cestoden orientiren zu können, fertigte ich mir Schnittserien durch die verschiedenen Körpergegenden in Vertical-, Horizontal- und Sagittalrichtung an. Das hierzu verwandte Material wurde mässig gespannt in concentrirter wässriger Sublimatlösung oder in alkoholischer Sublimatlösung nach APATHY conservirt und in 95proc. Alkohol aufbewahrt. Die 5—10  $\mu$  dicken Schnitte wurden mit Eosin-Hämatoxylin, meist aber mit Orange-g Hämatoxylin behandelt.

Die mit der Chromsilbermethode gerade bei *Ligula* erzielten Resultate überstiegen alle meine Erwartungen. Ich erreichte, allerdings bei Aufwendung eines grossen Untersuchungsmaterials, nicht nur vorzügliche Imprägnirungen des peripheren wie centralen Nervensystems, sondern auch tadellose Färbungen von Muskelfasern nebst deren Myoblasten, Parenchymzellen, sowie einzelner Zellen der sog. Subcuticula und auf grosse Strecken hin schöne Injectionen des excretorischen Gefässsystems.

Auf Grund dieser Erfolge hatte ich zunächst die Absicht, eine umfassende Darstellung der gesamten Anatomie dieses Parasiten, mit Ausnahme der Geschlechtsorgane, zu geben. Da ich aber zur Herstellung der nöthigen Präparate in Folge der bekannten Launenhaftigkeit dieser Methode sehr lange Zeit gebrauchte und mich augenblicklich persönliche Verhältnisse zum Abschluss der Arbeit drängen, so musste ich mir leider eine gewisse Beschränkung auferlegen, werde aber die sichern Befunde über das Nervensystem, Parenchym, die Musculatur und Excretionsorgane im Nachstehenden mittheilen. Die wichtige Frage über die Auffassung der Subcuticula werde ich am Schluss auch noch einer Besprechung zu unterziehen haben, da ich einestheils gelegentlich günstige Imprägnirungen dieser Zellschichten erhielt, andernteils aus den übrigen Befunden Folgerungen ableiten darf, welche für die Auffassung der Subcuticula als ein Epithel von hoher Bedeutung sind.

Beginnen wir zunächst mit der den Cestoden als parenchymatösen Würmern eigenen Grundsubstanz, dem Parenchym.

### Parenchym.

Bevor ich auf die Darstellung der mit der GOLGI'schen Methode in Bezug auf die Parenchymzellen gewonnenen Resultate eingehe, will ich eine Beschreibung der histologischen Structur der Grundsubstanz, in so weit wie es an den mit Orange-g Hämatoxylin gefärbten Schnitten möglich war, zu geben versuchen. Die Schwierigkeit, welche besonders das Parenchym der Plathelminthen einer richtigen Auffassung entgegenbringt, ist jedem Zoologen hinlänglich bekannt und wohl hauptsächlich die Ursache gewesen, dass gerade über diesen Theil der Cestoden-Anatomie die widersprechendsten Darstellungen gegeben wurden.

Untersucht man einen Querschnitt von *Ligula* bei schwacher Vergrösserung, so findet man in einer ungefärbten Grundmasse eine grosse Anzahl durch Hämatoxylin gut gefärbter Kerne, welche in unregelmässiger Anordnung in der ganzen Gewebsmasse zerstreut liegen. Die Untersuchung mit starker Vergrösserung (ZEISS  $\frac{1}{18}$  Oel-Imm.) zeigt aber mehr. Hier finden wir die Kerne von rundlicher bis ovaler Gestalt mit einem deutlichen Kernkörperchen versehen, umgeben von einer spärlichen Menge äusserst fein körnigen Protoplasmas. Dieses liegt in strahliger Anordnung um den Kern, und von ihm sieht man nach allen Richtungen derbere oder feinere, ungefärbte Lamellen und Fäserchen ausgehen. Dadurch, dass sich solche Ausläufer wiederholt

theilen und mit denen benachbarter Zellen — denn so darf ich diese im Hinblick auf die folgende Darstellung nennen — in Verbindung stehen und sich mit einander verflechten, entsteht ein complicirtes Maschenwerk, welches die Grundsubstanz des ganzen Thieres bildet und in welche die Muskeln eingebettet sind.

Die so gebildeten Maschen des Netzes umschliessen grössere und kleinere Hohlräume von unregelmässiger Gestalt, welche mit einer homogenen, gänzlich ungefärbten Flüssigkeit angefüllt erscheinen. Bei genauem Verfolgen der feinen Maschen und Fibrillen lässt sich bald eine gewisse Beziehung derselben zu den in das Parenchym eingelagerten Muskeln erkennen. Wie ich auf Fig. 20 wiederzugeben versucht habe, sieht man die Lamellen zu den Muskelfasern hinziehen, an diesen umbiegen und dann längs der Fasern verlaufen. Sie liegen den Muskeln eng an und scheinen diese bisweilen zu umspinnen. Auf Flächenschnitten, in denen die Dorso-ventralmuskeln quer getroffen sind, findet man diesen Zusammenhang von Muskel und Parenchym wieder (Fig. 21). Hier erscheint jede Muskelfaser von feinen, lamellosen Fäserchen umgeben, die an einigen Stellen direct aus dem um den Kern angeordneten Plasma hervorzugehen scheinen.

In der Grundsubstanz von *Ligula* sind ausser dem geschilderten Maschenwerk und den damit zusammenhängenden Kernen keine parenchymatösen Elemente zu finden. Auf die im Parenchym liegenden Ganglienzellen komme ich später zurück. Die von verschiedenen Autoren als innerhalb der Maschen liegend beschriebenen rundlichen Zellen konnte ich nirgends auffinden, ebenso wenig bei *Ligula* etwas von den Fasersträngen sehen, welche WILL (56) im Parenchym von *Caryophyllaeus* in dorsoventraler- und longitudinaler Richtung verlaufen sah und die LEUCKART (22) in der Längsrichtung, besonders in den Verbindungsstücken der einzelnen Proglottiden von *T. saginata* beschreibt.

Vergleichen wir mit dieser Beschreibung die GOLGI'schen Präparate. Diese Methode hat mir, dank ihrer bekannten Vielseitigkeit, auch für die Erkenntniss des Cestodenparenchyms wesentliche Dienste geleistet, denn erst hierdurch ist die bisher noch nicht erreichte Darstellung der Zellausbreitungen ermöglicht worden. Bei vielen nach dieser Methode behandelten *Ligula*-Stücken haben sich, ohne dass ich irgend eine Modification in der Behandlung vorgenommen hätte, die Parenchymzellen oft auf grosse Strecken hin in tadelloser Weise imprägnirt. Die Figg. 16—19 zeigen solche Zellen auf Querschnitten, deren weithin verbreiteten Ausläufer unter sich und mit denen benachbarter Zellen ein dichtes Netz bilden und alle Organe durchflechten.

Die den multipolaren Ganglienzellen ähnlichen Zellen haben eine unregelmässige, viel verzweigte Gestalt. Wir finden unregelmässig vielseitige bis rundliche Formen unter ihnen, die aber alle darin übereinstimmen, dass sie nach allen Seiten hin äusserst zahlreiche derbere und feinere Ausläufer entsenden, die sich wiederum vielfach verzweigen und so dem ganzen Gewebe eine maschige Structur verleihen. Am interessantesten ist die oben schon angedeutete, hier sehr klare Beziehung der Zellausläufer zur Parenchymmusculatur. Wir sehen besonders in den Figg. 16—19 die einzelnen Ausläufer an die Dorsoventral- und Transversal-Muskelfasern herantreten und hier Seitenäste an die Muskelfasern abgeben oder selbst im rechten Winkel umbiegen, um längs den einzelnen Muskelfasern zu verlaufen. Die Fortsätze dringen sogar in die zu stärkeren Bündeln angeordneten Längsmuskeln ein (Figg. 16, 19), um dann die einzelnen Fasern des Bündels zu umschlingen und auf ihrem Wege zu begleiten. Fig. 19 zeigt besonders deutlich, wie zwischen den dichten Zügen der Transversalmuskeln die protoplasmatischen Zellfortsätze der Parenchymzellen verlaufen. Diese Zellausläufer sind aber nicht mit den oben, an gefärbten Präparaten beschriebenen Lamellen und Fibrillen des Parenchyms identisch. Jeder protoplasmatische Zellausläufer ist umgeben von einer Scheide von ihm abgeschiedener Zwischensubstanz; diese, zusammen mit dem Zellfortsatz, stellt die auf gewöhnlichen Schnitten sichtbaren Lamellen und Fibrillen dar.

Durch diese Präparate, welche uns die Parenchymzellen in ihrer ganzen Ausdehnung und ihrem Zusammenhange mit dem Netzwerk darstellen, bekommen wir erst einen richtigen Einblick in den Aufbau der Grundsubstanz. Die Zellen dürften als reich verzweigte Bindegewebszellen aufzufassen sein, welche mit ihren Ausläufern und der von diesen abgeschiedenen Zwischensubstanz unter einander fest verbunden dem ganzen Körper den nöthigen Halt und den Muskelfasern eine feste Stütze gewähren.

Vergleichen wir nun die hier gegebene Darstellung mit den Angaben früherer Autoren. In der Auffassung des Baues der Grundsubstanz stehen sich zwei Ansichten unvermittelt gegenüber. Die einen sehen in dem reticulären Maschenwerk die Zwischensubstanz, welche von rundlichen, in den Maschen suspendirten Zellen abgeschieden wurde, während nach den neueren Arbeiten gerade das bisher als Zwischensubstanz Beschriebene das eigentliche Parenchym und die dazwischen liegenden Hohlräume die Parenchymzellen der älteren Autoren darstellen. Die erstere Auffassung wurde von STIEDA (5) begründet, welcher

die Grundsubstanz als eine „einfache, zellige Bindesubstanz“ bezeichnet, die aus einer Menge dicht an einander gelagerter, fest mit einander verkitteter, nicht isolirbarer Zellen besteht. Aehnlich wird das Parenchymgewebe von SOMMER-LANDOIS (8) „als Bindegewebe schlecht-hin“ aufgefasst, welches „aus grossen, äusserst zahlreichen, rundlichen oder ovalen Zellen und einer wenig reichlichen Intercellularmasse gebildet wird“.

Während diese Autoren noch nichts von einem fibrillären Netzwerk erwähnen, sondern die Zellen dicht an einander gelagert schildern, beschreiben zuerst MONIEZ (25) und LEUCKART (22) ein aus bindegewebigen Elementen gebildetes Netzwerk. MONIEZ nennt es: „un même réticulum conjointif, qui présente, en nombre variable, des noyaux de cellules fusiformes ou arrondies“.

LEUCKART (l. c.) fasst im Nachtrag der 2. Auflage seines klassischen Parasitenwerkes seine Ansicht in folgender Weise zusammen: „Nach allem, was ich im Laufe der Zeit selbst darüber beobachtet habe, muss ich bei der Behauptung bleiben, dass die Grundsubstanz zunächst aus einer dicht gedrängten Zellenmasse bestehe. Die Untersuchung junger Glieder lässt keinen Zweifel darüber aufkommen. Aber die Zellen differenzieren sich schon sehr früh nach zweierlei Richtungen, indem die einen ihre ursprüngliche runde Form behalten, während die andern sich verästeln und zu einem Reticulum zusammentreten, das sich zwischen die ersteren einschibt und sie in seine Maschenräume aufnimmt. Dieses Reticulum ist dasselbe, was ich früher als Zwischensubstanz bezeichnet habe.“

Hierdurch wird zwar die Ansicht STIEDA's und SOMMER-LANDOIS verneint, doch hätten wir demnach zweierlei Zellarten zu unterscheiden, die sich am Aufbau der Grundsubstanz betheiligen, eine Auffassung, die, wie wir sahen, den Thatfachen bei *Ligula* nicht entspricht. Viel näher kommen diejenigen Autoren dem richtigen Sachverhalt, welche die zuerst von SCHNEIDER (10) begründete Auffassung vertreten. SCHNEIDER sagt im Hinweis auf SOMMER-LANDOIS: „Was die runden Zellen betrifft, so finden sie sich in der Halsgegend noch nicht. Weiter nach hinten sieht man in dem Protoplasma zuerst einzelne helle Räume auftreten, die sich in den reifen Gliedern stark vermehrt haben, so dass das übrige Plasma nur dünne Wände zwischen ihnen bildet. Von Protoplasma sind die Räume sicher nicht erfüllt, sondern von Flüssigkeit. Wären sie Zellen, so müsste man folglich die Kerne an der Wand der Zellen sitzen sehen. Dies ist mir aber nie ge-

lungen, die Kerne liegen vielmehr in der festen Substanz zwischen den Räumen.“

In diesem Sinne fasst auch SCHMIDT (36) die Grundsubstanz des Cestodenkörpers auf, indem er sagt: „Was früher irrthümlicher Weise als Intercellularsubstanz angesehen wurde, sind die Zellen des Parenchyms, die früheren rundlichen Zellen erweisen sich als Hohlräume, wofern es nicht Bildungen sind, die dem Parenchym nicht angehören.“ Auch WILL (56) muss sich für *Caryophyllaeus* „dem Resultat von SCHNEIDER und SCHMIDT anschliessen“.

Wie aus den neuern Untersuchungen hervorgeht, zeigt das Parenchym der Trematoden einen wesentlich andern Aufbau als das der Cestoden. LOOSS (59, p. 14) charakterisirt es mit folgenden Worten: „Nach meiner Ansicht setzt sich das Körperparenchym der Trematoden, abgesehen zunächst von den verschiedenen Einlagerungen, aus ganz gleichen Zellen zusammen, von denen im ausgebildeten Zustand hauptsächlich die ziemlich dicken und festen Membranen noch erhalten sind. Diese letzteren schliessen dicht an einander an und sind durch eine Intercellularmasse mit einander verkittet; sie bilden so ein dem Seifenschäum ähnliches Maschen- oder Gerüstwerk, dessen Balken in einzelnen Fällen durch theilweise Resorption der Wände in gegenseitige Communication treten. Die Lücken selbst sind während des Lebens von einer vollkommen farblosen, klaren Flüssigkeit, dem wässrig entarteten Protoplasma erfüllt; manchmal erkennt man in dem frühern Zelleibe noch den verschieden, meist central gelagerten und von einem Hofe feinkörnigen, d. h. noch nicht völlig veränderten Plasmas umgebenen Kern“.

Im Sinne dieser Autoren können wir im Vergleich mit meinen Befunden das Grundgewebe der Cestoden ungefähr folgendermassen charakterisiren:

In einer structurlosen, homogenen Grundmasse sind zahlreiche, reich verzweigte Zellen eingelagert, deren nach allen Seiten hin verbreitete, protoplasmatische Ausläufer rings um sich eine Scheide von Zwischensubstanz abgeschieden haben und so, ein äusserst mannigfaches Maschenwerk bildend, alle Organe durchflechten. Diese Zellausläufer nebst ihrer Zwischensubstanz schliessen sich den Muskelfasern auf deren ganzem Verlauf eng an, um diese zu stützen und in der Lage zu erhalten.

Die von spärlichem Protoplasma umgebenen Zellkerne, welche auf gefärbten Schnitten erscheinen, sind diese Zellen selbst, während die rundlichen Zellen der ältern Autoren nichts anderes darstellen,

als die Hohlräume des Maschengerüsts. Die Fibrillen und Lamellen bestehen also aus den protoplasmatischen Fortsätzen der Parenchymzellen, plus der sie umgebenden, von ihnen selbst abgeschiedenen Scheide von Zwischensubstanz.

### Musculatur.

In Bezug auf die Anordnung und den Verlauf der Muskeln im Körper unserer *Ligula*-Larve kann ich mich den früheren Beobachtern in den meisten Punkten anschliessen. Wir haben eine äussere und eine innere Lage von Muskeln auseinander zu halten oder nach LEUCKART (l. c. p. 368) einen Hautmuskelschlauch, welcher aus den unter der Cuticula verlaufenden Muskelfasern besteht, der in die Bindesubstanz eingelagerten Parenchymmusculatur gegenüber zu stellen. Die äussere Lage, der Hautmuskelschlauch, besteht aus den dicht unter der Cuticula verlaufenden äusseren Ringmuskeln, denen nach innen zu die äusseren Längsmuskeln anliegen. Letztere bestehen aus spindelförmigen Muskelfasern, die sich an den Enden nicht selten in zwei Theile spalten. Die innere Lage besteht aus den inneren Längsmuskeln und den Transversalmuskeln. Erstere sind stark entwickelt und verlaufen in einzelnen Bündeln parallel mit einander durch die ganze Länge des Thieres. Innerhalb von diesen verlaufen die Transversalmuskeln in einer einfachen nur schwach entwickelten Lage und strahlen nach den Seitenrändern hin fächerartig zwischen die inneren Längsmuskelbündel aus.

Schliesslich habe ich auch die dritte Art von Muskeln zu erwähnen, die Dorsoventralmuskeln, welche einzeln, ziemlich dicht neben einander verlaufen und die dorsale mit der ventralen Cuticula verbinden. Ueber den Verlauf und die Insertion gerade dieser Muskeln kann ich genauere Angaben machen, da sie sich der Chromsilber-Imprägnirung besonders günstig erwiesen und oft in ihrem ganzen Verlauf imprägnirt waren. Zunächst muss ich hier auf eine Angabe, welche ich bei KIESSLING (30) finde, näher eingehen. Während von allen Autoren der Verlauf der Mm. dorso-ventrales als ein geradliniger beschrieben wird, von dem nur an den schmalen Seitenrändern der Proglottiden eine Abweichung dahin stattfindet, dass sich hier die Fasern krümmen und dann die concave Seite dieser Krümmung dem Seitenrand zukehren, beschreibt KIESSLING für diese Muskeln bei *Schistocephalus* und *Ligula* das Gegentheil. Er sagt wörtlich: „Die Sagittalmuskeln halten ferner eine gerade Richtung inne; nur nach den schmalen Seiten des Thieres zu krümmen sie sich ein wenig, und

zwar in der Weise, dass die convexe Seite immer nach dem schmalen Seitenrande hin gerichtet ist.“

Bei der grossen Menge der von mir untersuchten Thiere habe ich dieses Verhalten auch nicht einmal angetroffen; die Muskeln bilden immer einen nach dem schmalen Seitenrand hin offenen (concaven) Bogen (Fig. 5). Es gilt dies nicht nur für *Ligula* und *Schistocephalus*, sondern für alle von mir untersuchten Cestoden. Ich kann mir diese Angaben nicht anders erklären, als dass hier ein Druckfehler oder eine Verwechslung der Begriffe „concav“ und „convex“ vorliegt!

Wichtiger als dies ist jedenfalls die Insertion dieser Muskeln an der Cuticula. Fast alle früheren Beobachter haben eine „dichotomische“ Spaltung der Dorsoventralmuskeln vor der Insertion an der Cuticula angegeben. Da sich dieses Verhalten wohl nirgends so deutlich und übersichtlich darbietet wie im GOLGI'schen Präparat, so habe ich einige dieser Stellen abgebildet (Fig. 1, 2, 3, 5 *Ligula*, Fig. 4 *Schistocephalus*). Hieraus ist ersichtlich, dass sich jede Muskelfaser ungefähr in der Höhe des subepithelialen Nervenplexus in mehrere Fasern auflöst, welche sich bis zur Cuticula wiederholt theilen und in deren unterster (Stäbchen-)Schicht mit fein verzweigten Endästchen inseriren. Sind in besonders vollständig imprägnirten Partien die Endfasern aller neben einander verlaufenden Mm. dorsoventrales gefärbt, so bekommt man erst eine rechte Vorstellung von der grossen Ausbreitung dieser Muskeln, die, wie Fig. 1 zeigt, über der Cuticula einen wahren Wald von Muskelfasern bilden. RETZIUS (52) bildet auf fig. 8, tab. 5 eine ähnliche Verzweigung und Insertion von Muskelfasern im Epithel verschiedner Mollusken ab.

Gehen wir nun zum wichtigsten Theil auf diesem Gebiet über, zu der Frage nach dem histologischen Bau der Cestodenmuskulatur.

Von den älteren Forschern wurden bekanntlich alle Cestodenmuskeln für kernlos erklärt. So nennt STIEDA (5, p. 181) die Muskeln von *Bothriocephalus latus* „nach dem Typus der sog. organischen oder glatten Muskeln des Menschen und der Wirbelthiere gebaut; es sind sehr lange, spindelförmige Zellen. Ueber die etwaigen Kerne der Muskelzellen habe ich keine rechte Anschauung gewinnen können“. Da die Muskelfasern im Querschnitt aber zwei verschieden lichtbrechende Schichten aufweisen, vermuthet STIEDA schon einen Aufbau wie bei Nematoden „aus einer Rinden- und Marksubstanz“.

SCHNEIDER (10) lässt die Frage, ob die Muskelfasern Zellen sind oder nicht, offen; er fasst sie als „Säulchen“ auf, welche in dem den ganzen Körper erfüllenden „Protoplasma“ eingebettet liegen.

Bei NITSCHKE (9) finden wir nichts über die Auffassung der Muskelfasern als Zellen, doch hebt auch dieser Forscher den Unterschied von zwei Schichten im Querschnitt der Muskelfasern hervor. Es kann „an ganz feinen Querschnitten von *Ligula*, ganz ebenso wie bei den Hirudineen an den Längsmuskelfasern, eine deutliche, feste, homogene, stark lichtbrechende Rindenschicht von einer innern feinkörnigen Marksubstanz unterschieden werden“. SALENSKY (11, p. 305) ist der Erste, welcher an den Dorsoventralmuskeln von *Amphilina* richtig die Zellnatur erkannte. Nach SALENSKY stellt jede Muskelfaser eine aus Rinden- und Marksicht zusammengesetzte Zelle dar. Die Rindenschicht bildet den eigentlichen fasrigen Theil der Muskelfaser und ist ein aus feinen Fasern zusammengesetzter Strang, welcher durch die Marksubstanz zusammengekittet ist. Er sagt weiter wörtlich: „Die Marksubstanz geht nur in dem Mitteltheile der Muskelfasern nach aussen heraus, um hier in Form einer Zelle anzuschwellen. In diesem Mitteltheile, wo die Fasern der Rindenschicht am dicksten sind, stellen sich die letzteren nicht mehr in Form eines Rohres dar, sondern bilden zusammen eine Rinne, durch welche nun die Zellanschwellung heraustritt. An dieser letzten Stelle der Muskelfaser kann man immer eine löffelförmig ausgehöhlte Verdickung der Rindenschicht bemerken.“

Von SCHIEFFERDECKER (12) wird wieder der ältere Standpunkt vertreten; zwar beschreibt er auch den Querschnitt aus zwei Schichten gebildet, „einer äusseren, stärker lichtbrechenden Umhüllungsschicht von ansehnlicher Dicke“ und „einem schwächer brechenden homogenen Inhalt“, doch hat er einen Kern niemals bei ihnen nachweisen können. Auch LEUCKART (l. c. p. 369) schreibt: „Einen Kern sucht man an ihnen — im ausgebildeten Zustande — vergebens.“

Inzwischen wurden die Untersuchungsmethoden wesentlich verbessert und vervollkommenet, wodurch auch auf unserem Gebiet zur Aufklärung beigetragen wurde. Wir verdanken PINTNER (23, p. 66) in Bezug auf die Muskelhistologie der Cestoden ausführliche Untersuchungen. Ich führe hier nur seine Resultate bei *Tetrarhynchus* an und behalte mir vor, auf die Einzelheiten bei der Besprechung meiner Befunde näher einzugehen. PINTNER fand: „1) quergestreifte Muskelbündel ohne Kern, die hohlen Rüsselwalzen zusammensetzend; 2) glatte Muskelfasern ohne Kern, zu welchen die Myoblasten <sup>1)</sup> gehören würden; 3) glatte Muskelfasern ohne Kern in der contractilen Substanz, mit

---

1) cf. S. 106.

einer sarkolemmartigen, Kerne enthaltenden Scheide; 4) glatte Muskelfasern mit eingeschalteten Kernen, die Gehirnscheide bildend und endlich 5) die verzweigten plattenförmigen Centralmuskelnzellen“. LANG (26) fand an den Sagittalmuskeln von *Tetrarhynchus* die von SALENSKY bei *Amphilina* beschriebenen Muskelzellen, wird aber durch ihre grosse Aehnlichkeit mit bipolaren Ganglienzellen, welche er im Gehirn und den Seitennerven fand, „in der Ansicht bestärkt, dass diese letzteren“ (Muskelzellen) „nicht Muskel-, sondern Nervenzellen sind.“ Interessant im Vergleich mit den Resultaten meiner Untersuchung ist eine Angabe, die ich bei ROBOZ (29, p. 271) finde: „Erwähnenswerth scheint mir noch der interessante Umstand, dass ich mit Hülfe der oben erwähnten Isolationsmethode einzelne Muskelfasern erhielt, in deren ausgebreiteter Mitte zwei ausserordentlich feine Fibrillen endigen, welche vorher ausserhalb der Muskelfaser zu einer ganglienartigen Ausbuchtung sich vereinigen und dann nach der andern Seite in eine feine Faser übergehen. Es erinnert dies an eine Nervenendigung an den glatten Muskelfasern.“ Doch lässt ROBOZ die Frage nach der Natur dieses Gebildes offen. Auch hierauf komme ich bei der Besprechung der Myoblasten zurück.

HAMANN (33, p. 723) war es vorbehalten, bei einer Tānie (*T. literata*) Muskelfasern in Zusammenhang mit der Bildungszelle zu finden. Er begründet sogar auf diesem Bau der Muskelfasern eine Eintheilung derselben in zwei Gruppen: „In die erste Gruppe gehören Muskelfasern, bei denen die Bildungszelle erhalten geblieben ist, in die zweite Gruppe Muskelfasern, welche keinen Rest ihrer Bildungszelle mehr zeigen. Die Ringmuskelschicht und die Dorsoventralmuskeln bilden die erste Gruppe. In die zweite Gruppe gehören die zur Längsaxe der Proglottis parallel verlaufenden Fasern.“ Die von ihm abgebildeten Muskelzellen stimmen mit denen SALENSKY's vollkommen überein. HAMANN schliesst sich der noch zu besprechenden Myoblastentheorie PINTNER's an.

SCHMIDT (36) fand ebenfalls Myoblasten an den Dorsoventralmuskeln von *Bothriocephalus latus*, *Taenia crassicolis* und *Triaenophorus* und vermuthet diese auch an den Ring- und Längsmuskeln, ohne dass er sie hier mit Sicherheit nachweisen konnte.

Endlich bildet die Arbeit von WILL (56) in gewisser Weise den Uebergang zur Darstellung meiner Befunde. WILL fand an den Dorsoventralmuskeln von *Caryophyllaeus* ebenfalls Myoblasten, denen hier „die Fibrillen in tangentialer Richtung aufliegen“. Ausserdem aber beschreibt er auf p. 23 Zellen von eigenthümlicher Form im Paren-

chym um die Cirrusmusculatur herum und in der Schicht der subcuticularen Zellen, die er einerseits in Verbindung mit Nerven fand, andererseits Fortsätze der Körperoberfläche entgeschicken sah und deshalb „als Sinneszellen in Anspruch nehmen zu müssen“ glaubt. Er sagt dann wörtlich: „durch Methylenblaufärbung, die ich am lebenden Objecte machte, wurden die Zellen stets zuerst gefärbt“. Wir werden gleich erkennen, dass hier zum ersten Mal, wenn auch ohne Wissen des Autors, die Myoblasten der Cestodenmuskeln durch die EHRLICHsche Methylenblaumethode dargestellt wurden.

In der Einleitung bemerkte ich bereits, dass sich bei allen nach dieser Methode behandelten Objecten zuerst zahlreiche, verzweigte, dicht unter der Körperoberfläche gelegene Zellen intensiv blau färben, worauf dann bald die äusseren Ringmuskeln auch die Färbung annehmen. Unterzieht man solche Präparate einer näheren Betrachtung, so findet man Folgendes. In gewisser Entfernung unter der Oberfläche bemerkt man mehrfach verästelte Zellen, oft mit deutlichem Kern und Kernkörperchen, welche multipolaren Ganglienzellen sehr ähnlich sehen. Von einer Seite des fein granulirten Zellplasmas aus gehen ein oder mehrere plasmatische Fortsätze nach oben gegen die Cuticula hin und stehen hier mit den blau gefärbten Fasern der äusseren Ring- bzw. Längsmusculatur in Verbindung. Gewöhnlich treffen diese Zellfortsätze die Muskelfaser ziemlich in der Mitte. Von der andern Seite der Zelle kann man ebenfalls einen oder mehrere feine Ausläufer in die Tiefe abgehen sehen, ohne diese — wenigstens nicht an Methylenblaupräparaten — weiter verfolgen zu können. Die Figg. 70, 71 a—d zeigen diese Zellen von den verschiedensten Vertretern der Cestoden. Wie sich bald aus der weiteren Betrachtung der Chromsilberpräparate ergeben wird, sind diese multipolaren Zellen die Myoblasten der äusseren Ring- und Längsmusculatur, welche unter dem Epithel liegen geblieben sind, während der contractile Theil derselben, die eigentliche Muskelfaser, bis unter die Cuticula in die Höhe gerückt ist.

Ich werde für diese Zellen nach dem Vorschlage des Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN (66) die Bezeichnung SOMMER-LANDOIS'sche Zellen gebrauchen<sup>1)</sup>. Mit der Methylenblaumethode gelingt die Darstellung dieser Myoblasten im Zusammenhang mit der Musculatur nicht schwer. Ich fand sie so bei *T. cucumerina*, *serrata*, *Cysticercus cellulosae* und *Triaenophorus* und habe sie zum Theil nach lebenden Objecten ab-

---

1) Der Grund für diese Benennung ergibt sich aus dem Folgenden.

gebildet. Ausserdem konnte ich sie in der Musculatur der Blasenwand von *Cycticercus pisiformis* (*Lepus timid.*) auffinden. Ich erwähne letzteres besonders aus dem Grunde, weil hier die SOMMER-LANDOIS'schen Zellen in der Regel mit mehr als zwei Muskelfasern in Verbindung stehen. Fig. 72 ist nach einem mit Ammon. picronitric. fixirten Präparat gezeichnet und das perlkörnige Aussehen durch das körnige Ausfallen des Methylenblaus bei der Fixirung entstanden. In diesem Fall steht ein zwischen den Muskelfasern gelegener Myoblast mit vier einzelnen Fasern in Verbindung; es stimmt dieses Bild am meisten mit dem Verhalten der Myoblasten bei Trematoden überein, wie ich mich an Präparaten überzeugen konnte, welche Herr BETTENDORF bei seinen Untersuchungen über das Muskel- und Nervensystem der Trematoden im hiesigen Institut anfertigte und demnächst der Oeffentlichkeit übergeben wird <sup>1)</sup>).

Der Zusammenhang einer Muskelbildungszelle mit mehreren Fasern findet seine Erklärung darin, dass von einer Zelle nicht nur eine, sondern nach und nach mehrere contractile Fasern abgeschieden wurden, die natürlich mit ihrer Erzeugerin in Zusammenhang bleiben. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, dass die Fasern eines Myoblasten nicht alle gleich entwickelt sind. Auch in Fig. 72 findet man neben 3 grossen Fasern eine bedeutend kleinere und dünnere, welche vielleicht als die zuletzt entstandene angesehen werden dürfte. Bei Trematoden wurden diese Stadien häufig angetroffen.

Durch die GOLGI'sche Methode konnte ich diese Befunde auf die schönste Weise bestätigen und vervollkommen. Ich wandte sie mit Erfolg an bei *Schistocephalus* und *Triaenophorus*, besonders aber bei *Ligula*, welcher ich auch auf diesem Gebiete sehr instructive Präparate verdanke. Auf Querschnitten an gut imprägnirten Stücken von *Ligula* finden wir die mit der Methylenblaumethode zuerst dargestellten SOMMER-LANDOIS'schen Zellen bald wieder. In den Figg. 6, 7, 8 sehen wir die äusseren Ring- und Längsmuskelfasern imprägnirt und mit den eigenthümlichen Anhängseln, die an den imprägnirten Parenchymmuskeln noch deutlicher hervortreten, versehen. Diese Muskeln stehen mit den zahlreichen, in der Höhe des äusseren Gefässplexus befindlichen SOMMER-LANDOIS'schen Zellen durch 2 oder 3 feinere Fortsätze in Verbindung. Die Zellen zeigen, wie wir es schon an den mit Methylenblau behandelten Präparaten gesehen haben, eine unregelmässige verzweigte Gestalt und lassen oft noch den Kern als hellen

1) cf. Vorlfg. Mittheilg. in: Biol. Centralbl. V. 15. No. 6. 1895.

Kreis erkennen (Fig. 6 u. 8). Die Grösse der Zellen beträgt, in der Längsrichtung gemessen, ca.  $15\ \mu$ , während ihre Breite zwischen 6 und  $8\ \mu$  schwankt. Sie senden ihre Fortsätze nach zwei Richtungen aus, einmal die feinen Verbindungsfasern nach den Muskeln, andererseits meist etwas dickere Fortsätze nach dem dicht unter ihnen liegenden subepithelialen Nervenplexus. Gerade diesen wichtigen Zusammenhang der Myoblasten mit Muskelfasern und dem Nervensystem ist mir nur mit der GOLGI'schen Methode nachzuweisen gelungen. Auf die Fig. 7, in der wir die eine SOMMER-LANDOIS'sche Zelle mit einem Sinneszellenfortsatz in directer Verbindung sehen, komme ich bei der Besprechung letzterer zurück.

Was die Verbreitung dieser Zellen anbetrifft, so sind sie überall unter der Cuticula zu finden, denn ich habe sie auf Schnitten aus allen Körpertheilen immer in derselben Lage und Anordnung wieder gefunden.

Bei der Betrachtung dieser Präparate wird jedem Beobachter unwillkürlich die Abbildung SOMMER-LANDOIS' in das Gedächtniss zurückkehren, welche das „plasmatische Gefässsystem“ bei *Bothriocephalus latus* darstellen soll. Da es trotz des eifrigsten Nachsuchens unter Anwendung der verschiedensten Färbemethoden bis heute keinem Forscher gelungen war, die Existenz dieses Gefässsystems, weder bei *Bothriocephalus* noch einem andern Cestoden, zu bestätigen, wurden viele Stimmen laut, welche an dieser Beobachtung der verdienstvollen Forscher gelinde Zweifel hegten. Bleibt doch aus diesen Gründen GRIESBACH (31, p. 545) „nichts Anderes übrig, als dasselbe einstweilen ins Reich der Fabel zu verlegen“. Das Verdienst, diese Beobachtung aus „dem Reich der Fabel“ wieder in die Wirklichkeit zurückgebracht und richtig erkannt zu haben, gebührt Herrn Prof. BLOCHMANN (66), welcher bekanntlich auch die oft bezweifelte Angabe SOMMER's (13) über die „plasmatischen Längsgefässe“ der Tänien in ihr Recht einsetzen konnte.

Dass es SOMMER u. LANDOIS (8) schon vor 20 Jahren gelungen ist, diese Zellen darzustellen, darf uns um so weniger wundern, wenn wir die Methode kennen lernen, mit Hülfe deren sie das „plasmatische Gefässsystem“ auffanden. Sie haben dies nicht, wie alle späteren Autoren versuchten, durch eine gewöhnliche Färbung erzielt, sondern durch eine zufällige Chrom-Quecksilberimprägnirung. Dies geht aus der Angabe p. 47 direct hervor: „Diese Zellen mit ihren Ausläufern beobachteten wir an Schnitten solcher Glieder, welche in ganz frischem Zustande zunächst mit PACINI'scher Conservirungsflüssigkeit (p. 42, Anm. PACINI'sche Flüssigkeit: Hydrarg. bichlorat. corros. 1 Theil,

Natr. chlorat. pur. 2 Theile, Glycerin (25° BEAUMÉ) 13 Theile, Aq. dest. 113 Theile [das Ganze mit 2 Volum. Aq. dest. verdünnt]) oder stark verdünnter Lösung von Hydrarg. acet. conc. (1 Theil auf 100 Theile Wasser) behandelt und später in MÜLLER'scher Augenflüssigkeit gehärtet waren.“

SOMMER u. LANDOIS haben also die später von GOLGI entdeckte Chrom-Quecksilbermethode in umgekehrter Reihenfolge angewandt und so eine, wenn auch unvollkommene Imprägnirung einiger Myoblasten erreicht.

Dass diese relativ grossen SOMMER-LANDOIS'schen Zellen bei den vielen Untersuchungen, welche zum Studium der feineren Anatomie der Cestoden ausgeführt wurden, bereits von einigen Forschern gesehen wurden, wenn auch nicht im Zusammenhang mit Muskelfasern, ergibt sich aus meiner Literatur-Zusammenstellung. Ich wies gelegentlich schon darauf hin, dass WILL diese Zellen durch Methylenblau immer zuerst färben konnte, aber für Sinneszellen hielt. Es gelang ihm auch, die Muskelzellen durch die MÄHRENTHAL'sche Osmiumsäure-Holzeisigmethode darzustellen und dann einmal in Verbindung mit einer Nervenfasern zu finden; gerade dieser Befund führte ihn zu der Vermuthung, es hier mit Sinneszellen zu thun zu haben. Ferner geht aus WILL's Angaben hervor, dass diese Myoblasten nicht nur an der äussern Ring- und Längsmusculatur vorkommen, sondern auch an den Muskeln des Cirrus, wo er diese Zellen gerade am häufigsten antraf. *Ligula* konnte ich hierauf nicht untersuchen, da mir nur die ungeschlechtliche Jugendform aus der Leibeshöhle von Fischen zur Verfügung stand. Herr BETTENDORF hat aber an der Pharyngeal- und Darmmusculatur der Trematoden sehr schöne Myoblasten nachgewiesen, welche mit unsern völlig übereinstimmen. Besonders verdient aber PINTNER's (l. c.) exacte Untersuchung über die Musculatur der Tetrarhynchen erwähnt zu werden. Er beschreibt im Kopfe dieser Cestoden „riesig grosse Zellen von 0,0183—0,0264 mm Durchmesser“, welche er „Centralmuskelnzellen“ nennt, „da die contractile Substanz von der Zelle nach allen Seiten plattenförmig ausstrahlt“. Ausser diesen Zellen fand PINTNER aber „allenthalben im Körperparenchym, meist in der unmittelbaren Nähe von kernlosen Muskelfasern, Zellen, die in ihrem Bau und in ihrer Grösse auffallend an die eben beschriebenen Plasmamassen der Centralmuskelnzellen erinnern, nur stehen sie eben nicht mit Muskelfibrillen in Verbindung“. Weiter giebt PINTNER für diese Zellen folgende Erklärung: „Alle diese Umstände scheinen mir darauf hinzuweisen, dass die Zellen als Myoblasten auf-

zufassen sind, d. h. dass sie aus den embryonalartig indifferenten Parenchymzellen entstanden, die glatten kernlosen Muskelfasern bildeten, sich von diesen trennten und so die beschriebene Gestalt erhielten“. Offenbar hat PINTNER in diesem Fall die SOMMER-LANDOIS'schen Zellen gesehen und richtig gedeutet, ohne bei der Anwendung seiner Methoden ihren Zusammenhang mit der Muskelfaser gefunden zu haben.

Vergleichen wir schliesslich die erwähnte Abbildung von ROBOZ (l. c. tab. 18, fig. 5) mit unseren Myoblasten, so stimmen auch diese überein. ROBOZ bildet zwei dreieckige Zellen ab, welche mit zwei Ausläufern in der Mitte je einer Muskelfaser endigen, an der andern Seite aber in eine feine Faser übergehen. ROBOZ vermuthet hierin eine Nervenendigung am Muskel, kommt also dem Richtigen ziemlich nahe.

Wenden wir uns nun zu den übrigen Körpermuskeln, denen die Bildungszellen, soweit sie gefunden sind, seitlich anliegen. Ich will im Voraus bemerken, dass ich bei *Ligula* an allen Muskelfasern eine Bildungszelle nachweisen konnte. Für die Längsmuskeln fehlten bisher diesbezügliche Beobachtungen, weil sie, wegen ihrer Anordnung zu zusammenhängenden Bündeln, der Untersuchung gewisse Schwierigkeiten darbieten. An imprägnirten Längsmuskeln konnte ich mich aber von dem Vorhandensein anliegender Myoblasten überzeugen.

Wir könnten demnach die Eintheilung HAMANN's (l. c.) in Muskeln mit und ohne Bildungszelle richtig dahin modificiren, dass wir Muskelfasern mit anliegender Bildungszelle denen gegenüberstellen, welche nur noch durch protoplasmatische Ausläufer mit ihrer Bildungszelle in Verbindung stehen. Zu ersteren gehörten dann alle Parenchymmuskeln (innere Längsmuskeln, Transversal- und Dorsoventralmuskeln), zur zweiten Gruppe der Hautmuskelschlauch (äussere Ring- und Längsmuskeln).

Am besten kann man die Myoblasten der Dorsoventralmuskeln auf Querschnitten studiren. Schon bei schwacher Vergrösserung erscheint die ganze Mittelschicht unseres Thieres von grossen, meist spindelförmigen Zellen durchsetzt, die in dorso-ventraler Richtung einander parallel angeordnet sind (Fig. 20, 10, 13). Die Untersuchung bei stärkerer Vergrösserung zeigt deutlich, dass diese Zellen den Muskelfasern seitlich angelagert sind. Die spindligen, ziemlich grossen Zellen besitzen ein feines granulirtes Plasma, dem ein scharf begrenzter, meist ovaler Kern mit Kernkörperchen eingelagert ist. Der Zellkörper sitzt der Faser immer seitlich an. Bei *Schistocephalus* geht die Muskelzelle oft von der spindligen in die kuglige Gestalt

über und sitzt dann nicht selten nur noch an einer kleinen Stelle der Faser tangential an, wie ich es in Fig. 13 b abgebildet habe.

Die Structur der Faser selbst, sowie deren Zusammenhang mit der Bildungszelle, lässt sich am besten auf den Flächenschnitten, welche die Dorsoventralfasern quer treffen, ermitteln. Hier finden wir denn auch die von SALENSKY für die Muskeln von *Amphilina* beschriebene Differenzirung der Fasern in eine centrale (Mark-) und eine periphere (Rinden-)Schicht. Letztere umgiebt den centralen Theil als ein breiter Ring und ist von diesem durch die intensive Färbung zu unterscheiden. Sie ist von homogener Structur und stärker lichtbrechend als das Centrum. Letzteres erscheint im Querschnitt als eine dunklere, feinkörnige plasmatische Markmasse (Fig. 21). Beim Studium solcher Flächenschnitte trifft man oft Stellen an, in denen der Schnitt die Faser gerade an der Stelle getroffen hat, wo ihr die Bildungszelle anliegt. Hier ist der Zusammenhang der Marksubstanz mit der Zelle zu sehen. Die Rindenschicht bildet hier nicht mehr ein geschlossenes Rohr um die Markmasse, sondern öffnet sich an einer Seite, so dass eine Rinne entsteht, durch welche das Plasma der Bildungszelle mit dem Mark communicirt.

Die Innervirung der Muskelfasern konnte ich mit der GOLGI'schen Methode an vielen Präparaten nachweisen und werde das Nähere hierüber bei der Besprechung des Nervensystems berichten. Hier sei jedoch bemerkt, dass die Nervenfasern nicht nur vermittelt der Myoblasten, wie wir dies schon bei den SOMMER-LANDOIS'schen Zellen sahen, mit der Muskelfaser verbunden ist, sondern bei den übrigen Muskeln theils mit, theils ohne Vermittlung der Myoblasten an die Faser herantritt.

Ueberblicken wir nun die gesammte Musculatur der Cestoden, so sehen wir, dass alle Muskelemente ihre Zellnatur noch deutlich bewahrt haben. Alle Muskelfasern stehen mit ihrer plasmatischen, kernhaltigen Bildungszelle in directem Zusammenhang. Wir finden, wie eine kurze Betrachtung zeigen wird, bei den Cestodenmuskeln Uebergänge von der nematoiden Grundform bis zu den Muskeln der Anulaten.

Die erstern, die nematoiden Muskeln, bestehen bekanntlich aus einer Bildungszelle, welche der von ihr abgeschiedenen contractilen Substanz seitlich anliegt. Ausser dieser Production der contractilen Faser hat aber hier die Zelle noch eine andere Function übernommen, nämlich die Verbindung zwischen contractilem Theil einerseits und Nervensystem andererseits herzustellen. Dass die Bildungszelle, um

dies zu erreichen, lange Fortsätze bis zu der dorsalen und ventralen Mittellinie aussendet, ist für die Nematoden allbekannt und in neuester Zeit auch für die Oligochäten von HESSE (64) nahe gelegt worden.

Stimmen mit diesem Typus unsere äussern Ring- und Längsmuskeln nicht völlig überein? Dass die SOMMER-LANDOIS'schen Zellen nicht mehr den Muskelfasern ihrer Länge nach unmittelbar anliegen wie bei den typischen Nematoden-Muskeln, dürfte leicht in einer Verlagerung der Muskelfasern an die Oberfläche seinen Grund haben. Als mesodermales Gebilde haben wir die Muskelzelle ursprünglich im Parenchym zu suchen, hier hat sie sich aus dem embryonalen Gewebe differenzirt. In der Entwicklung des Thieres ist nun die contractile Substanz, um als Hautmuskel fungiren zu können, aus der Tiefe zwischen das Epithel empor gerückt, um schliesslich in dessen obersten Regionen seinen Platz zu finden. Die Mutterzelle der Faser hat ihren ursprünglichen Platz im Parenchym beibehalten und ist nur noch durch einen oder mehrere Verbindungsfäden mit der Faser im Zusammenhang geblieben. Von hier aus war es der Bildungszelle leicht, auch den zweiten Theil ihrer Function zu übernehmen und die Verbindung mit dem Nerven herzustellen. Ich mache besonders darauf aufmerksam, dass nicht die Nerven aus dem Plexus die Zelle aufsuchen, sondern dass es gerade die SOMMER-LANDOIS'sche Zelle ist, welche Fortsätze gegen den Plexus ausschickt. Die Figg. 7 und 8 zeigen deutlich, dass die Fortsätze der Zellen gegen den Plexus hin bedeutend stärker sind als die Plexusnerven.

Ferner stehen die Cestodenmuskeln denen der Annulaten nahe und zwar auch aus zwei Gründen. Nach den Untersuchungen HESSE's bilden gerade die Muskeln der Oligochäten eine Reihe von Uebergangsformen zwischen der nematoiden Grundform und dem Verhalten der Muskelfasern bei den Hirudineen, sowohl im Bau als auch in der Innervirung. Als eine solche Zwischenstufe zwischen Nematoden- und Hirudineen-Muskelfaser können wir die übrigen Muskeln des Cestodenkörpers ebenfalls auffassen. Zum Theil liegt die Bildungszelle noch frei neben der Faser, zum Theil ist sie schon von der contractilen Rindenschicht umschlossen, wie dies bei den Hirudineen in vollendeter Weise ausgebildet ist.

Wie ist es nun hier mit der Innervirung? Ich weise auch hier auf die interessante Untersuchung HESSE's hin, welcher bei den Oligochäten das Verhältniss zwischen Muskel und Nerv bei den verschiedensten Formen verfolgt hat. Je mehr die Bildungszelle von der contractilen Substanz umschlossen wird, desto kürzer werden auch

die von ihr dem Nerven entgegengesandten Fortsätze und umgekehrt, desto weiter kommen die Nerven der Zelle entgegen, bis schliesslich im extremen Falle die Zelle ganz eingeschlossen ist (Hirudineen, Vertebraten) und dann der Nerv durch die contractile Hülle hindurch bis in den Plasmarest eindringt, wie dies von LUSTIG (27) für die glatte Musculatur der Wirbelthiere nachgewiesen wurde. Kehren wir zu unsern Muskelfasern zurück, so finden wir nirgends mehr seitens der Zelle einen Fortsatz gegen die Nerven ausgesandt; diese kommen selbst heran und gehen, wie wir sehen, ein Mal an die Bildungszelle (Figg. 9, 13a, 15), das andere Mal aber ohne deren Vermittlung an die contractile Substanz (Figg. 10, 11, 13, 14), wo ich über ihren Verbleib an GOLGI'schen Präparaten nichts näheres ermitteln konnte.

### Excretionssystem.

Auch für das Studium des Excretionssystems hat die GOLGI'sche Methode Präparate geliefert, die in vieler Beziehung durch keine noch so gute Injection erreicht werden. In derselben Weise, wie sich bekanntlich die Gallencapillaren durch die Chromsilber-Methode sehr schön darstellen lassen, erfolgte auch bei *Ligula* eine, oft auf weite Strecken hin vollständige Imprägnirung feinerer und gröberer Excretionscanäle. In einzelnen, allerdings seltenen Fällen erhielt ich auch eine gute Imprägnirung der Wimpertrichter nebst deren Capillaren. Da ich trotz vielfacher vergeblicher Versuche keine vollständige Imprägnirung des Gefässverlaufes im Vorder- und Hinterende von *Ligula* erreichen konnte, nahm ich hierzu Injectionen mit löslichem Berlinerblau vor und erhielt, allerdings nach einigen Misserfolgen, brauchbare Präparate.

Bevor ich zur Darstellung meiner eignen Untersuchungen über das Excretionsgefässsystem von *Ligula* schreite, will ich kurz das hierüber aus frühern Arbeiten bekannt Gewordene zusammenfassen. DUCHAMP (14) kennt an jeder Seite des Körpers von *Ligula* Längsgefässe, die den ganzen Wurm durchziehen, um am Hinterende in einer „vésicule pulsatile“ zu enden. Ausserdem erwähnt er ein Gefässnetz zwischen der Cuticula und den innern Längsmuskeln. DUCHAMP hebt besonders hervor, dass beide Gefässsysteme weder ein „tube alimentaire“ noch ein Blutgefässsystem seien, sondern der Excretion vorstehen. Von ihm angestellte Injectionsversuche haben zu keinem Resultat geführt.

Trotzdem beschreibt DONNADIEU (16) ein Jahr später bei *Ligula* ein Gefässsystem, welches er, conform den damals durch VAN BENEDEN und

LEUCKART noch nicht ganz beseitigten Anschauungen PLATNER's (1), BLANCHARD's (2), BLUMBERG's (15) u. A., für einen digestiven Apparat hält. Er sah jederseits einen Gefässtamm, der durch ein Netz von Anastomosen mit dem der andern Seite in Verbindung steht, vorn in den Bothridien ausmündet, am Hinterende aber blind endigt. Aus seiner Abbildung (tab. 17, fig. 35 u. 36) ist leicht ersichtlich, dass er die Längsnervenstämme (deren Existenz er leugnet) für Gefässe hielt. Der subcuticulaire Plexus scheint ihm entgangen zu sein. STEUDENER (18) erwähnt sodann in seinen „Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden“ für *Ligula* ein Gefässsystem, das vorn mit zwei feinen Gefässen beginnend, sich allmählich in 14 bis 18 Längsstämme spaltet. Dann sagt er wörtlich: „Dieselben verlaufen in leichten Zickzackbiegungen dicht unter den Subcuticularzellen nach dem hintern Körperende und bilden zahlreiche, quer und schräg verlaufende Anastomosen untereinander. Am hintern Körperende scheinen sich mehrere der Längsgefässe zu einem Stamme zu vereinigen; die dann noch vorhandenen Stämme münden aber getrennt“. Hier liegt offenbar ein Irrthum in so fern vor, als STEUDENER den innern und äussern Gefässplexus verwechselt; fig. 10 auf tab. 28 stellt einen Flächenschnitt dar, auf dem der Längsnerv getroffen ist und daneben nach innen zu der innere Gefässplexus, der aber nicht „dicht unter den Subcuticularzellen“ verläuft, denn sonst könnte er nicht in einer Ebene mit dem Längsnerven auf einem Schnitt neben einander erscheinen.

MONIEZ (25) beschreibt ferner bei *Ligula* einen centralen Gefässplexus, der aus einer verschiedenen Anzahl von Längsstämmen besteht, welche durch viele Anastomosen mit einander communiciren; ausserdem fand er ein subcuticulares Gefässsystem, welches am Vorder- und Hinterende mit vorigem in Verbindung steht; zwischen den äusseren Längsgefässen hat er zwar keine Verbindungen gesehen, doch vermuthet er deren Vorhandensein. Wenn er aber sagt, das subcuticulare Gefässsystem sei bisher nicht bekannt gewesen, so scheint er DUCHAMP's Arbeit nicht zu kennen, die er auch nirgends erwähnt. Besonders wichtig scheint mir eine Angabe MONIEZ's über das Hinterende. In einigen Fällen fand er dieses in einen sehr dünnen und langen „appendice“ ausgezogen, in andern vermisste er diesen Anhang und fand dafür eine Endblase, wie sie bei Tetrarhynchen und Tänien vorkomme, in welche dann die Gefässe ausmündeten. Sobald aber dieser Anhang zu beobachten wäre, endeten die Gefässe blind, wie MONIEZ p. 96 sagt: „aller se terminer, à l'extérieur pour ainsi dire,

au ras de la cuticule: toutefois, dans ce dernier cas, ils semblaient obturés par une très mince membrane anhiste.“

KIESSLING (30), welcher bei seiner Beschreibung des Gefässsystems von *Ligula* nur auf die Arbeit von DONNADIEU und STEUDENER hinweist, bringt wenig Neues hinzu. Das äussere Gefässsystem kennt er überhaupt nicht, von dem innern sagt er, dass die einzelnen Gefässe nicht in einer Ebene liegen, sondern ein verworrenes, aus engen und weiten Canälen bestehendes Netzwerk bilden, welches die ganze Mittelschicht des Thieres durchsetzt. In der Schwanzregion käme jederseits ein starker Stamm zur Entwicklung, der die kleinen Canäle zu sammeln scheint und in der terminalen Proglottis nach aussen mündet. „Nach dem Kopfe hin konnte ich dagegen nirgends ein oder mehrere constant auftretende, stärkere Gefässe nachweisen, wie es mir denn auch nicht gelungen ist, im Kopfe selbst ein Ringgefäss oder einen Plexus solcher mit Bestimmtheit zu erkennen“.

RIEHM (27) hat seine Studien über die Topographie des Excretionssystems an Injectionspräparaten bei *Schistocephalus* und *Ligula* gemacht. p. 276 heisst es: „Dieselben zeigten ihm bei beiden Parasiten ein überaus feines und zierliches Maschenwerk von Canälen und Canälchen, wie es auch nicht annähernd von irgend einem Cestoden bekannt geworden ist. Im Kopfe fehlt bei den Liguliden ein Gefässring; die Gefässe sind dort vielmehr äusserst eng aber um so zahlreicher und umfassen das Vorderende der Binnenschicht korbartig“. Für *Schistocephalus* beschreibt RIEHM (l. c.) am Seitenrand und zwar am vordern Ende einer jeden Proglottis jederseits eine seitliche Mündung des Excretionssystems. In einer weiteren Arbeit desselben Autors (46) werden die eben angeführten Befunde näher ausgeführt, für *Ligula* aber besonders hervorgehoben, dass sie sich viel schwerer injiciren lasse als *Schistocephalus* und dass hier die Injectionsmasse nur in das oberflächliche Netzwerk eindringe, nicht aber in das innere. Seitliche Oeffnungen werden bei *Ligula* nur vermuthet: „Es scheint, als ob auch hier seitliche Oeffnungen beständen.“

Meine eigenen Untersuchungen ergeben nun in Bezug auf die Topographie des Excretionssystems von *Ligula* folgendes: Das Gefässsystem besteht aus einem innern, d. h. einem in der Mittelschicht zwischen den beiden Längsnervenstämmen verlaufenden Gefässplexus und einem äusseren zwischen den Subcuticularzellen und der inneren Längsmusculatur liegenden Gefässnetz, welches das ganze Thier netzartig umspinnt. Eine Verbindung zwischen diesen beiden Gefässsystemen besteht in zweifacher Weise. Am Vorderende des Thieres

gehen die beiden Gefässplexus mittelst zahlreicher, relativ weiter Canäle in einander über; es ist deshalb hier allein möglich, eine Injection der inneren Gefässe vom äusseren Plexus her zu erreichen. Ausserdem sind die beiden Plexus durch eine beträchtliche Menge feiner Capillargefässe mit einander verbunden, die, von dem inneren Gefässnetz ausgehend, in den äusseren Plexus einmünden. Einen andern Theil dieser Capillaren sehen wir, ohne sich mit diesen zu verbinden, der subcuticularen Zone zustreben.

Der innere Gefässplexus setzt sich aus einer verschieden grossen Anzahl (10—16) Längsstämmen zusammen, die (wie KIESSLING l. c. richtig angiebt) nicht in einer Ebene liegen, sondern durch zahlreiche, verschieden weite Anastomosen unter einander verbunden, ein Netzwerk bilden, welches die ganze Mittelschicht des Thieres durchsetzt. Während ihres ganzen Verlaufs vom Vorder- bis zum Hinterende geben diese Längsstämme wie auch ihre Anastomosen eine sehr grosse Menge von Capillaren ab, die büschelförmig aus den grossen Canälen austreten, sich bald auflösen und nach allen Richtungen der Peripherie zustreben. Fig. 30 (ein GOLGI'sches Präparat) zeigt die Hälfte eines Querschnittes mit dem inneren Gefässplexus und die aus den hier im Querschnitt sichtbaren Längsstämmen und deren Anastomosen hervorgehenden Büschel von Capillaren. Letztere nehmen nach ihrem Austritt aus den grössern Gefässen gewöhnlich eine gerade Richtung zur dorsalen oder ventralen Oberfläche hin, so dass sie mehr oder weniger senkrecht gegen den äussern Plexus gerichtet erscheinen. Eine Ausnahme hiervon machen nur die aus den beiden am weitesten nach aussen, also den Längsnerven am nächsten, liegenden Längsgefässen kommenden Capillargefässe. Letztere nehmen ihre Richtung auf den Seitenrand des Thieres zu und umgreifen auf diese Weise, ehe sie in allen Richtungen auf den Seitenrand hin ausstrahlen, die Längsnerven von beiden Seiten oft so vollkommen, dass diese in ein Gewirr von Capillaren eingeschlossen erscheinen (Fig. 33). Sind in einem solchen Präparat auch noch die von den Längsnerven zur Peripherie abgehenden Nervenfasern imprägnirt, so ist es sehr schwierig, oft unmöglich, dieses Gewirr von Gefässcapillaren und Nervenfasern zu entziffern.

Der äussere Gefässplexus unserer *Ligula*, welcher sich von allen Organen am leichtesten und häufigsten mit dem Chromsilberniederschlag imprägnirt, erscheint auf dem Querschnitt als eine schwarze Grenzzone zwischen der inneren Längsmusculatur und der Lage der Subcuticularzellen. Um eine genaue Vorstellung von der reichen Aus-

bildung dieses Gefässnetzes zu bekommen, sind Flächenschnitte am geeignetsten. Fig. 29 zeigt eine kleine Partie dieses colossal entwickelten Gefässnetzes von der Fläche. Eine grosse Anzahl von ungefähr parallel zu einander verlaufenden Längsstämmen, die zum Theil direct in einander übergehen, zum Theil durch stärkere und feinere Anastomosen unter sich verbunden sind, neben einer grossen Anzahl von feinen und feinsten Canälchen stellen dieses reich entwickelte, oberflächliche Gefässnetz der *Ligula* dar.

Wie ich schon oben bemerkte, steht dieses periphere Gefässnetz mit dem centralen ausser durch die noch zu besprechende Verbindung im Vorderende, durch einen Theil der Capillaren in Verbindung. Bei stärkerer Vergrösserung gelingt es, auf Querschnitten nachzuweisen, dass die gegen die Peripherie gerichteten Capillaren zum Theil in diesen Plexus übergehen, zum Theil aber, ohne mit ihm in Verbindung zu treten, noch weiter gegen die Cuticula hin zu verfolgen sind und plötzlich frei zu endigen scheinen. Auf diese scheinbar frei endenden Capillaren komme ich bei der Besprechung der Wimpertrichter zurück. Wie in Fig. 22 zu erkennen ist, findet sich an der Einmündungsstelle einer Capillare in einen Ast des äusseren Plexus jedesmal eine, wenn auch noch so winzige, kegelförmige Auftreibung des Capillargefässes.

Ausser diesem wichtigen Zusammenhang des äusseren Plexus mit dem centralen zeigt ersterer noch beachtenswerthe Beziehungen zur Cuticula bzw. zur Aussenwelt. Zunächst kann ich die von RIEHM (l. c.) für *Schistocephalus* nachgewiesenen, für *Ligula* nur vermutheten seitlichen Mündungen des Gefässsystems auch für *Ligula* feststellen. Die Figg. 31 und 32 zeigen seitliche Oeffnungen des äusseren Plexus auf Querschnitten, und zwar Fig. 31 nach einem GOLGI'schen, Fig. 32 nach einem Injectionspräparat. Jede solcher Ausmündungen stellt einen Seitenast des äusseren Plexus dar, welcher dicht unter der Cuticula ampullenartig erweitert ist, um dann mit einem feinen Canal durch die Cuticula nach aussen zu münden. Diese Seitenöffnungen des Excretionssystems finden sich bei *Ligula* in ihrer ganzen Länge; dicht hinter dem Vorderende anfangend, wiederholen sie sich in kurzer Aufeinanderfolge bis zur Endspitze des Wurms. Sie sind nicht immer streng auf den Seitenrand beschränkt, sondern zeigen bisweilen geringe Verschiebungen nach der ventralen oder dorsalen Seite (Fig. 31), doch niemals weit vom Seitenrand sich entfernend. Seitliche Oeffnungen habe ich ausserdem bei *Schistocephalus* und *Triaenophorus* gesehen, wo sie schon von RIEHM (l. c.) bzw. PINTNER (23) abgebildet

wurden. Dass solche Foramina secundaria nicht gerade selten vorkommen, beweisen die in der Literatur hier und da zerstreuten Angaben von verschiedenen Cestoden, welche ich hier kurz zusammenstellen will. Ausser den erwähnten Fällen fanden sie HOEK (19) bei *Tetrarhynchus sp.*<sup>2</sup>, LEUCKART (4) im Halstheil von *T. serrata*, WAGNER (3) bei *Dibothrium clavaiceps* und *T. osculata*, FRAIPONT (20) bei *Bothriocephalus punctatus* und *trygonis-pastinacae*, LÖNNBERG (43) bei *Tetrarhynchus tetrabothrius* und KRÄMER (45) bei zwei Fischtänien, *T. torulosa* und *flicollis*.

Neben diesen wahren Oeffnungen des Gefässplexus fand ich bei meinen mit der GOLGI'schen Methode hergestellten Präparaten von *Ligula* sehr häufig blind gegen die Cuticula hin endende Seitenäste des äussern Gefässnetzes. Dasselbe fand ich an meinen Injectionspräparaten bestätigt (Figg. 26—28). In der Literatur finde ich nur die eine oben citirte Stelle bei MONIEZ, welche man hiermit vielleicht in Zusammenhang bringen kann. Diese Ausbuchtungen liegen immer in derselben Region wie die wahren Seitenöffnungen, also unmittelbar am Seitenrande oder in dessen nächster Nähe und sind noch zahlreicher, mindestens aber ebenso oft vorhanden wie die Seitenöffnungen. Sie entspringen wie diese in dem äussern Gefässplexus, um sich unter der Cuticula zu einer weiten, oft glockenförmigen Ausbuchtung zu erweitern (Fig. 26), die sich bisweilen bis in die Cuticula hinein erstreckt. In einigen Fällen findet eine gablige Theilung dieses blinden Gefässastes statt (Fig. 28).

Meine erste Vermuthung, es möchten dies doch wahre Seitenöffnungen sein, die sich nur unvollständig mit dem Chromsilberniederschlag angefüllt hätten, wurde durch die Injectionen widerlegt, denn hier erhielt ich ebenfalls diese blind endenden Gefässe neben frei nach aussen ausmündenden. Diese oder ähnliche blind endende Gefässe sind meines Wissens bisher noch bei keinem Cestoden beschrieben. PINTNER (23), der gewiss eine grosse Menge Cestoden gerade in Bezug auf das Excretionssystem untersucht hat, stellt deren Vorhandensein direct in Abrede. Er sagt p. 41: „Sämmtliche von den Längsstämmen abgehenden Aeste kehren entweder zu den eigenen Muttergefässen zurück oder münden in benachbarte, so dass es nirgends blind sackartige Enden, baumförmige Verästelungen oder ähnliche Bildungen giebt.“

Die Frage, ob wir es hier vielleicht mit neu angelegten Seitenöffnungen zu thun haben, bei denen der Durchbruch durch die Cuticula noch nicht erfolgt ist, scheint mir einige Berechtigung zu haben,

ohne sie auf Grund dieser einen Beobachtung entscheiden zu wollen. Uebereinstimmend mit den wahren Seitenöffnungen ist sowohl die Lage an oder dicht neben dem Seitenrand des Thieres als auch die Gestalt dieser Gebilde; abweichend davon ist die einige Mal beobachtete Verzweigung, die ich an den wahren Seitenöffnungen niemals constatiren konnte.

Betrachten wir nun das schon mehrfach erwähnte Verhalten der beiden Gefässsysteme im Vorder- und Hinterende unseres Thieres. Wie ich bereits in der Einleitung zu diesem Capitel bemerkte, liess mich hier die GOLGI'sche Methode im Stich und erreichte ich hier das Ziel durch wiederholt versuchte Injectionen mit löslichem Berlinerblau. Im Vorderende finden wir den äusseren Plexus scheinbar in noch reicherer Weise ausgebildet als im übrigen Körper; die Canäle des Netzes scheinen hier etwas enger, dafür aber um so zahlreicher und umgeben die Binnensubstanz korbartig <sup>1)</sup>. Man kann sich hier an einem Injectionspräparat leicht überzeugen, dass im Vorderende ein Uebergang einzelner Gefässe vom äussern zum innern Plexus stattfindet. Durch Heben und Senken des Tubus sieht man diese Gefässe den äussern Plexus verlassen, in die Tiefe steigen und hier nach mehrfacher Theilung in den innern Plexus übergehen. An dieser Stelle ist allein eine Injection des innern Gefässnetzes vom äussern her zu erreichen, während sonst die Injection immer nur Gefässe des oberflächlichen Netzes erfüllt; die Capillaren leiten die Injectionsmasse nicht weiter.

Beim Studium des Gefässverlaufs im Hinterende stiess ich auf grössere Schwierigkeiten, da eine gleichzeitige Injection beider Plexus hier nicht möglich war. Wie Fig 34 zeigt, verhält sich der äussere Plexus hier ebenso, wie an den andern Körperstellen. Er umschliesst das Hinterende ebenso vollkommen wie das vordere, doch scheint hier das Netz aus weniger zahlreichen Gefässen zusammengesetzt. Seitliche Oeffnungen finden wir hier auch an den Seitenrändern und auf der Endspitze.

Für den innern Plexus konnte ich das Verhalten der Gefässe nicht so sicher ermitteln wie für den äussern. Auf einer grössern Anzahl von Schnittserien, die ich durch die Endspitze anfertigte, habe ich mich von dem Vorhandensein einer Endblase im Sinne DUCHAMP's

1) Dies dürfte zum Theil darin seine Erklärung finden, dass das Vorderende beim Abtöden nicht gespannt werden konnte und sich deshalb etwas contrahirt hatte.

und MONIEZ's nicht überzeugen können. Vielmehr scheinen hier die inneren Gefässe getrennt neben einander auszumünden. Ich will aber nicht unerwähnt lassen, dass ich in einem Falle das Hinterende besonders lang ausgezogen fand und auf einem hiervon angefertigten Totalpräparat zwei seitlich von der Endspitze liegende Endbläschen sah, in die von vorn her je ein Gefäss des innern Plexus mündete, während sie nach der Mitte zu in je einen Canal ausliefen, welche sich vereinigten und auf der Spitze mit einem unpaaren Endrohr mündeten. Auf diese eine Beobachtung darf ich aber nicht allzu viel Gewicht legen, da es an einem nicht injicirten Präparat wegen der Menge der Gefässe sehr schwierig ist, ein einzelnes Gefäss mit Sicherheit zu verfolgen und man bei der reichen Ausbildung des äussern Plexus leicht Täuschungen ausgesetzt ist. Ich muss diese Frage vorläufig noch offen lassen, da mich besondere Umstände zum Abschluss meiner Arbeit drängten und ich nicht mehr die hierfür erforderliche Anzahl von Injectionsversuchen ausführen konnte.

Da ich unter der grossen Anzahl meiner mit der GOLGI'schen Methode hergestellten Präparate auch einige wenige besitze, bei denen die Wimpertrichter des Excretionssystems gut imprägnirt sind, so will ich auch hierüber Einiges mittheilen. Wenn auch diese Methode nicht geeignet sein dürfte, auf diesem Gebiet Aufschlüsse über feinere histologische Details zu geben, so hat sie doch auch hier vorzügliche Präparate in so fern geliefert, als sie einmal die Wimpertrichter im Zusammenhang mit den Capillaren darstellt, andererseits so gute Uebersichtsbilder über die Lage und Vertheilung dieser Organe giebt, wie sie wohl kaum mit einer andern Methode erreicht werden können. Zunächst hat bisher keiner der Autoren, soweit ich aus der Literatur ersehen kann, bei *Ligula* die Wimpertrichter gesehen, doch sprechen PINTNER (l. c. p. 17) und KIESSLING (l. c. p. 25) die Vermuthung aus, dass auch *Ligula* in Betreff des Vorhandenseins dieser Organe keine Ausnahme machen werde.

Die Imprägnirung der Trichter ist in so fern eine unvollständige, als die den Trichter abschliessende Geisselzelle nicht gefärbt ist. Fig. 35 zeigt, dass die Anordnung und Vertheilung der Trichter genau den Angaben PINTNER's entspricht; sie liegen am dichtesten in der Region des äussern Plexus, dringen aber auch zwischen die innern Längsmuskeln ein und sind in einigen Fällen sogar über diese hinaus bis in die Mittelschicht zu verfolgen. Die von den Trichtern ausgehenden feinen Capillaren verlaufen bald einzeln, bald noch zwei oder drei von andern Trichtern herkommende Capillaren aufnehmend

— ohne jedoch an Dicke zuzunehmen — zu den Gefässen des Plexus. Es findet nun nicht immer eine Einmündung der Trichtercapillaren in die am nächsten gelegenen Gefässe statt, denn ich sehe Capillaren von Trichtern, die in der Mittelschicht liegen, in den äussern und umgekehrt in den innern Plexus Capillaren einmünden, deren Trichter zwischen den Subcuticularzellen liegen. Die meisten Trichtercapillaren scheinen aber die Canäle des äussern Gefässnetzes aufzusuchen, während nur immer wenige Capillaren bis zum innern Plexus hin zu verfolgen sind. Gerade diese letztern Capillaren sind es, von denen schon oben gesagt wurde, dass sie, vom innern Plexus herkommend, bis über den äussern hinaus zu verfolgen wären, ohne mit diesem in Verbindung zu treten, also scheinbar frei im Gewebe zu endigen. In diesen Fällen waren eben die dazu gehörigen Wimpertrichter nicht imprägnirt.

Wenn es auch nicht in meiner Absicht liegt, über die histologische Structur der Gefässwände ausführliche Angaben zu machen — dazu sind die GOLGI'schen Präparate nicht geeignet — so will ich doch zum Schluss auf eine Erscheinung hinweisen, die ich beim Studium meiner Präparate nicht gerade selten antraf. Ich fand wiederholt, in grösseren und kleineren Gefässstämmen beider Plexus, in den Fällen, wo der Silberniederschlag nicht das Lumen des Gefässes erfüllte, eine scharf contourirte Längsstreifung der Gefässwand.

In Figg. 23 und 24 habe ich zwei Aeste des äussern Gefässnetzes, welche diese Längsstreifung deutlich erkennen lassen, abgebildet. Die schwarz imprägnirten Fasern sind glatt, überall gleich dick, und verlaufen in der Längsrichtung, theils einander parallel, theils einander kreuzend in der Gefässwand. In Fig. 25 sehen wir diese Fasern in der Wand eines inneren Längsstammes und von diesem auf die abgehende Anastomose übergehen. Durch diese Erscheinung aufmerksam geworden, habe ich alle meine Präparate gerade in Bezug hierauf einer genauen Musterung unterworfen und diese Längsstreifung wiederholt angetroffen, während ich nach circulären Fasern stets vergebens fahndete.

Was die Beschreibungen der frühern Beobachter anlangt, so gehen diese in puncto Gefässmusculatur wesentlich auseinander. PINTNER (23) und KAHANE (21) negiren das Vorkommen von Längsstreifen in den Gefässmembranen und erklären die von STEUDENER (18) bei *Bothriocephalus proboscideus* beschriebenen Quer- und Längsstreifen in der Gefässwand für Schrumpfungerscheinungen. Im Widerspruch hiermit haben RIEHM (24) bei *Dipylidium leuckarti* eine stark ent-

wickelte Ringmusculatur und ROBOZ (29) bei *Solenophorus* ein System von kernlosen Ring- und Längsmuskelfasern in der Gefässwand beobachtet. Auch WILL (56) erwähnt Ringmuskeln in der Gefässwand von *Caryophyllaeus*. Ich wage es nicht, auf Grund dieser einen und zumal nur durch die Anwendung einer Methode gemachten Beobachtung die Frage nach der Natur dieser Längsfasern zu entscheiden, halte es aber für sehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit Muskelementen in der Gefässmembran zu thun haben.

### Nervensystem.

Wenden wir uns nun der Betrachtung des Nervensystems, der, wie SCHIEFFERDECKER (12) sagt, „kitzlichsten Frage“ der Untersuchung, zu. Hier, auf ihrem ureigenen Gebiet, hat die GOLGI'sche Methode neben der EHRLICH'schen Resultate gezeitigt, die in der That als überraschend zu bezeichnen sind. Dass diese ausschliesslich als Entoparasiten lebenden Thiere in Bezug auf Reichthum und Entwicklung von Nerven- und Sinneszellen andern frei lebenden Würmern keineswegs nachstehen, hätte ihnen wohl Niemand zugetraut.

Ich werde zunächst auf das periphere und dann das centrale Nervensystem eingehen. Im Voraus sei bemerkt, dass ich die beiden Längsstämme nebst deren Gehirncommissur als centrales, dagegen alle hiervon abgehenden Nerven bis zu ihrer peripheren Endigung als peripheres Nervensystem auffasse, wie ich es später begründen werde.

#### a) Peripheres Nervensystem.

In der reichen Literatur über die feinere Anatomie der Cestoden, welche gerade in den letzten Jahrzehnten oft Gegenstand zum Theil sehr eingehender Untersuchungen geworden sind, finden sich auch hier und da einzelne Angaben über das periphere Nervensystem.

Zuerst glaubte SCHIEFFERDECKER (12) bei *T. solium* sensible und motorische Nervenendapparate gefunden zu haben, deren physiologische Function er auf das genaueste erklärte, bis PINTNER (23) auf Grund seiner Studien über das Excretionssystem diese „Nervenendapparate“ richtig als die von ihm gefundenen Wimpertrichter wiedererkannte.

BLUMBERG (15) sagt ferner bei der Beschreibung der Tänien aus dem Pferdedarm (*T. plicata*, *perfoliata*, *mamillana*) auf p. 42: „die Nerven endigen in der Cuticula als zarte Fädchen, welche mit einer leichten Anschwellung abschliessen“. Da ich diese Angabe ohne jeden Commentar und Abbildung vorfinde, wage ich nicht zu entscheiden,

ob BLUMBERG wirklich die von mir zu beschreibenden Nervenendigungen bei diesen Tänien gesehen hat.

ZOGRAFF (50) bildet auf tab. 13, fig. 1 einige Epithelzellen von *Triaenophorus* ab und daneben zwei spindlige „Parenchymzellen“, welche in der That die von mir gefundenen Sinneszellen sind. Ich habe mich gerade an Präparaten von *Triaenophorus* überzeugt, dass man hier die Sinneszellen durch gewöhnliche Färbungen darstellen kann, allerdings ohne Zusammenhang mit dem Nervensystem.

Die von WILL (l. c.) an der Oberfläche des Kopfes von *Caryophyllaeus* vermutheten Sinneszellen habe ich schon bei der Beschreibung der Musculatur als die Myoblasten der äussern Ring- oder Längsmuskeln in ihr Recht eingesetzt.

Ausserdem geben verschiedene Autoren an, dass sie von den Längsnerven seitliche Nervenfasern abgehen sahen, ohne diese aber weiter verfolgen zu können.

Legt man in der schon beschriebenen Weise kleine Stücke der genannten Bandwürmer lebend in die Methylenblaulösung und wartet, bis sich die äussern Ringmuskeln nebst deren Myoblasten anfangen blau zu färben, so wird man an diesen Präparaten, besonders am Scolex und in der Halsregion, bald einzelne, ebenfalls blau gefärbte, spindelförmige Zellen erkennen. Bei näherer Untersuchung dieser Zellen sieht man von ihnen zwei Fortsätze ausgehen, einen langen zarten Faden, der in die Höhe steigt, in die Cuticula eintritt und hier mit einer birnförmigen Anschwellung endet; der andere Fortsatz geht in die Tiefe und ist oft noch eine Strecke weit zu verfolgen.

Diese Zellen sind, wie sich aus dem Zusammenhang ergeben wird, Sinneszellen. In den Figg. 68, 69 habe ich solche Zellen abgebildet, wie ich sie bei *T. serrata* und *Triaenophorus* oftmals gesehen habe. Während des Beobachtens der frischen Präparate treten nicht selten an den Nervenfasern feine Varicositäten auf, so dass die Fasern ein perlschnurartiges Aussehen gewinnen. Mit der EIRLICH'schen Methode ist es mir gelungen, diese Sinneszellen bei allen oben genannten Formen (mit Ausnahme von *Ligula* und *Schistocephalus*) wiederzufinden, doch habe ich niemals ordentliche Färbungen grösserer Nervenstämme oder Ganglienzellen erhalten, um so einen Zusammenhang der Sinneszellen mit dem Nervensystem festzustellen. Dies gelingt dagegen leicht mit der GOLGI'schen Methode, und so will ich zunächst die mit dieser Methode bei *Ligula* erlangten Resultate niederlegen.

Auf feinen Querschnitten gelungener Präparate erkennt man, um

die Peripherie gleichmässig vertheilt, die Sinneszellen, welche wir mit Methylenblau färben konnten, sofort wieder. Sie liegen theils einzeln, theils, bei guter Imprägnirung, in grosser Menge neben einander in der Zone zwischen den Subcuticularzellen und den inneren Längsmuskeln, also in gleicher Höhe mit dem äusseren Gefässplexus, Fig. 37—41. Bei der Eigenart der GOLGI'schen Methode, von der vorhandenen Anzahl gleicher Elemente meist nur einen Theil zu färben, lässt sich über die Anzahl dieser Zellen auf einer bestimmten Randpartie mit genauen Ziffern nicht antworten; sie scheinen weder an einzelnen Stellen besonders angehäuft zu sein, noch an andern ganz zu fehlen. Jedenfalls liegen sie in grosser Menge dicht neben einander und darf man eher annehmen, dass noch mehr vorhanden sind, als auf den meisten Präparaten durchschnittlich gefärbt erscheinen. Zeigen doch oft besonders vollkommene, man möchte sagen, zu reichlich imprägnirte Schnitte ein solches Gewirr und Durcheinander von Sinneszellen, dass deren Entzifferung im Einzelnen kaum möglich ist.

Der Zellkörper der Sinneszellen ist meist von spindelförmiger Gestalt und ziemlich gleicher Grösse; bisweilen erscheint er kuglig aufgetrieben und kürzer, in andern Fällen etwas mehr in die Länge gezogen. Der Längendurchmesser der Zellen beträgt im Durchschnitt 12—20  $\mu$ , die Breite ca. 5  $\mu$ . In einigen Fällen bleibt der Zellkern als heller Raum in der schwarzen Zelle ausgespart und zeigt dann eine ovale oder kreisrunde Form.

Die Richtung der Sinneszellen zur Cuticula ist auch etwas verschieden; im Allgemeinen ist ihre Längsaxe mehr oder weniger senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet; manche Zellen liegen aber schräg, andere sogar parallel zur Cuticula. Im Abstand von der Cuticula finden sich nur unwesentliche Schwankungen, sie liegen alle in ziemlich gleicher Entfernung von der Oberfläche, in der Höhe des äussern Gefässplexus; ganz vereinzelt nur fand ich Sinneszellen tiefer ins Innere gerückt, zwischen den innern Längsmuskeln.

Alle Zellen stimmen ausnahmslos darin überein, dass sich der Zellkörper in mindestens zwei Fortsätze auszieht, in einen zur Cuticula aufsteigenden peripheren und einen dem Innern zustrebenden centralen Fortsatz.

Der periphere Fortsatz ist meist etwas dicker als der centrale und steigt in ziemlich gerader Richtung zur Cuticula auf, dringt in diese ein und endet hier dicht an ihrem basalen Rande mit einer bläschenartigen Anschwellung, der oft noch ein feines Stiftchen aufsitzt. In vielen Fällen liegen diese Endbläschen unter einer der zahl-

reichen trichterförmigen Einsenkungen der Cuticula, welche sich auf allen Präparaten mit dem Chromsilberniederschlag angefüllt haben, auf die ich noch später zurückkomme. Eine genaue Vergleichung aller GOLGI'schen Präparate sowie der nach der gewöhnlichen Methode gefärbten Schnitte, an denen diese Endbläschen auch zu sehen sind, ergab jedoch, dass im Allgemeinen eine Beziehung der Endbläschen zu den Durchbrechungen der Cuticula nicht bestehen kann. Ich fand diese Endorgane häufiger ohne eine Einstülpung als mit einer solchen in Verbindung stehen. Da nun diese Endbläschen fast immer durch den Chromsilberniederschlag als tief schwarze Kugeln erscheinen, ohne einen Einblick in ihre Structur zu gewähren, so versuchte ich dies an den Orange-Hämatoxylin Schnitten zu ermitteln. Sowohl auf den Quer- als auch Längsschnitten, also immer, wenn die Cuticula senkrecht durchschnitten ist, findet man in dieser, dicht an der Basis, bläschenartige Hohlräume, von kugliger bis birnförmiger Gestalt, welche von den Nervenfasern von unten nach oben senkrecht durchsetzt werden. An der obern Seite endet die Faser mit einer plattenartigen Verbreiterung (Fig. 46). Auch in Fig. 61 ist dies an einem GOLGI'schen Präparat zu sehen, wo der Chromsilberniederschlag das Bläschen nicht ausgefüllt hat. Hier sehen wir auch den auf dem Bläschen sitzenden, senkrecht zur Cuticula gerichteten Stift, welcher ungefähr halb so lang ist wie letzteres. Da sich dieser Stift nicht auf allen Präparaten fand und niemals auf den Methylenblaupräparaten mit Sicherheit nachzuweisen war, so hielt ich ihn zunächst für ein durch die Imprägnirung erzeugtes Trugbild. Ich habe mich jetzt aber an den Präparaten, welche Herr BETTENDORF <sup>1)</sup> mit der Methylenblaumethode von *Cercariaeum* (aus *Helix hortensis*) herstellte, überzeugt, dass hier die Sinneszellen der Saugnäpfe mit ähnlichen Endbläschen in der Cuticula endigen, denen jedesmal ein Stiftchen deutlich aufsitzt.

Der centrale Fortsatz der Sinneszellen bietet bei seiner Verfolgung ins Innere wesentlich mehr Schwierigkeiten als der periphere. Dieser, gewöhnlich feinere Fortsatz nimmt in den meisten Fällen vom Zellkörper her direct seinen Weg ins Innere des Thieres und ist oft, begleitet von einer grossen Anzahl von andern Sinneszellen herkommender Fortsätze, bis in die innere Längsmusculatur eine Strecke weit zu verfolgen. In andern Fällen biegt er, aus dem Zellkörper ausgetreten, bald seitlich um, um in den Fasern des subepithelialen Nervenplexus zu verschwinden. Nach langem Suchen und erst nach

1) cf. S. 104.

dem genauen Studium einer grossen Anzahl von Präparaten ist es mir gelungen, diesen Fortsatz bis zu seinem Ende, d. h. bis in den Längsnerventamm zu verfolgen. Mit Sicherheit konnte ich dies zuerst bei dem seiner geringen Grösse wegen hierfür besonders geeigneten *Triaenophorus* feststellen. In Fig. 41 habe ich die Hälfte eines Querschnitts durch dieses Thier gezeichnet, auf dem die centralen Fortsätze von zwei Sinneszellen bis in die Längsnerven zu verfolgen sind. Bei *Ligula* ist es wegen der ungleichen Imprägnirung und wegen des weiten Weges, den hier die Faser von der Peripherie bis zu den Längsnerven zu machen hat, schwerer, den Verlauf einer einzelnen Faser ihrer ganzen Länge nach darzustellen. Ich habe aber in sehr vielen Fällen die centralen Fortsätze der Sinneszellen bis in die innere Längsmuskelschicht und darüber hinaus bis in das Parenchym verfolgen können und hier sich grösseren, vom Längsnerven herkommenden Nervenstämmen anschliessen sehen, Fig. 51. Ich kann als höchst wahrscheinlich annehmen, dass auch bei *Ligula* alle centralen Sinneszellfortsätze in das centrale Nervensystem eindringen um hier fein verästelt frei zu enden. Auf das Nähere hierüber werde ich beim centralen Nervensystem zurückkommen.

Der Vollständigkeit wegen will ich hier schon erwähnen, dass sowohl vom Zellkörper der Sinneszellen, als auch von den peripheren und centralen Fortsätzen bisweilen feine Fäserchen abgehen, welche zum grossen Theil noch eine Strecke weit im Epithel zu verfolgen sind und schliesslich frei endigen. Ich komme hierauf bei der Vergleichung meiner Befunde an Cestoden mit denen an andern Evertibraten zurück.

Ich will nun zunächst zu einem zweiten wichtigen Theil des peripheren Nervensystems der Cestoden, zu dem schon erwähnten subepithelialen Nervenplexus übergehen. Wir finden ihn etwas tiefer als die Sinneszellen, und zwar innerhalb des äusseren Gefässnetzes (Fig. 36—38, 40). Der für die GOLGI'sche Behandlung ziemlich günstige Nervenplexus setzt sich aus einer grossen Anzahl feiner Nervenfasern zusammen, die unter einander vielfach gekreuzt, theils parallel mit einander, theils unter sich verbunden, gleich dem äusseren Gefässplexus das ganze Thier umspinnen. Die Fasern scheinen der Hauptrichtung nach circular um die Längsaxe des Thieres zu verlaufen, denn am besten sind sie auf Quer- und Flächenschnitten zu sehen, während sie auf Sagittalschnitten fast nur als Punkte oder kurze Faserabschnitte erscheinen. Dieser Plexus wird zum kleinen Theil aus den centralen Sinneszellfortsätzen gebildet, zum grössten

Theil aber aus Nervenfasern, die direct von den Längsstämmen herkommen (Fig. 51). Ausserdem finden sich in diesem Plexus eine grosse Anzahl reich verzweigter Ganglienzellen, deren Verzweigungen zur Complicirung des Plexus beitragen, andererseits aber einem Theil der zahlreichen freien Nervenendigungen im Epithel der *Ligula* ihren Ursprung geben. Diese Ganglienzellen senden oft unmittelbar aus ihrem Zellkörper eine grosse Anzahl äusserst feiner variköser Fäserchen gegen die Cuticula, welche sich wiederholt theilen, unter sich Verbindungen eingehen, um schliesslich dicht unter der Cuticula mit feinen Endbäumchen zu endigen (Fig. 39 a, 36). Ausserdem treten in vielen Fällen aus den Ganglienzellen stärkere Nervenstämme aus, die sich eine Strecke weit im subepithelialen Plexus hinziehen und von da aus zahlreiche, senkrecht gegen die Cuticula gerichtete Seitenäste abgeben, die sich unter der Cuticula in feinste Endbäumchen auflösen oder sich zwischen den Epithelzellen baumförmig verästeln und dann in zierlichen Dendriten unter der Cuticula enden (Fig. 36, 39 a). An der Bildung dieser freien Nervenendigungen betheiligen sich auch Fasern, deren Ganglienzellen theils in den Längsnerven selbst liegen, theils auf dem Wege der Faser zur Peripherie zu finden sind.

Die Endbäumchen enden meist frei als feinste Fäserchen dicht unter der Cuticula, bisweilen scheinen sie aber an ihrem Ende fein punktförmig verdickt. Ausser diesen eigentlichen Endbäumchen fand ich auch frei endende Nervenfasern, die, wie besonders in Fig. 39 schön zu sehen ist, aus der Tiefe kommen, im Epithel sich wiederholt theilen und dann, unter der Cuticula angelangt, rechtwinklig umbiegen, eine Strecke weit unter der Cuticula hinziehen und hier zahlreiche, nach dieser hin gerichtete, feine Fäserchen abgeben.

In Fig. 42 habe ich eine Abweichung von der gewöhnlichen Lage dieser, den freien Nervenendigungen ihren Ursprung gebenden Ganglienzellen abgebildet. Ich habe diesen Fall einmal auf dem Seitenrande eines Schnittes dicht vor dem Hinterende des Thieres beobachtet; hier liegen die Ganglienzellen nicht im subepithelialen Plexus, sondern sind nach innen bis in die innern Längsmuskeln verlagert. Sie liegen gerade so weit vom äussern Gefässnetz nach innen, wie dessen Abstand von der Cuticula beträgt, und bilden hier durch ihre Ausläufer ein feines Netzwerk von Nervenfasern, die zum Theil nach der Cuticula ziehen, um hier mit Endbäumchen frei zu endigen.

Was die Vertheilung der freien Nervenendigungen über die Körperoberfläche anlangt, so finden sie sich gerade so zahlreich wie die Sinneszellen, so dass die gesammte Oberfläche unseres Thieres mit

diesen beiden Arten der Nervenendigungen überaus reichlich versehen ist. Es ist mir niemals gelungen, bei irgend einem der untersuchten Bandwürmer diese freien Nervenendigungen mit der Methylenblau-Methode darzustellen, während ich sie bei den drei mit der GOLGI'schen Methode behandelten Thieren (*Ligula*, *Triaenophorus*, *Schistocephalus*), besonders aber bei ersterer in vorzüglicher Weise zur Darstellung bringen konnte.

Vergleichen wir nun das periphere Nervensystem der Cestoden mit dem bei andern Wirbellosen bekannt gewordenen.

Zunächst war es v. LENHOSSÉK (53) mit Hülfe der GOLGI'schen Methode gelungen, bei *Lumbricus* in der Haut Zellen nachzuweisen, die, im Verbande der Epithelzellen gelegen, an ihrem basalen Theil mit einer frei im Bauchmark endenden Nervenfasern zusammenhängen. Diese Beobachtung wurde bald darauf von RETZIUS (51) bestätigt. Beide Autoren erkannten und beschrieben diese Zellen als Sinneszellen. Sie weichen von unsern Sinneszellen in so fern ab, als sie, noch im Epithel gelegen, des peripheren Fortsatzes entbehren und mit dem Zellkörper selbst an die Cuticula heranreichen. In völliger Uebereinstimmung mit den Sinneszellen der Cestoden sind die von RETZIUS (52) bei Polychäten und Mollusken mit beiden Methoden nachgewiesenen Sinneszellen. Hier finden wir dieselben spindelförmigen Zellen, welche theils noch im Epithel gelegen, meist aber aus diesem heraus in die Tiefe gerückt sind und jede durch die beiden Fortsätze mit der Cuticula bzw. dem Centralorgan in Verbindung stehen. In der neuesten Zeit sind nun diese im Princip überall gleich erscheinenden Sinneszellen bei vielen andern Formen der Wirbellosen gefunden worden, so von SAMASSA (58) bei *Helix pomatia*, von O. VOM RATH (65) bei Arthropoden.

Interessant ist es, dass sich auch bei den höchsten Wirbelthieren bis zum Menschen herauf dieses ursprüngliche Verhalten der Sinneszellen noch an verschiedenen Körperstellen erhalten hat. So finden wir dank der eingehenden Untersuchungen zahlreicher neuerer Forscher in der Geruchsschleimhaut und in den Geschmackspapillen dieselben Sinneszellen wieder, welche wir bei den Evertibraten über die ganze Körperoberfläche verbreitet angetroffen haben. Auch im Gehörorgan der Wirbelthiere treffen wir diese bipolaren Sinneszellen wieder an, doch sind es hier, wie VAN GEHUCHTEN und RETZIUS nachgewiesen haben, nicht die im Epithel gelegenen Hör- oder Haarzellen, sondern die im Verlauf des Acusticus befindlichen bipolaren Zellen, deren centrale Fortsätze frei im Centralorgan endigen, während die peripheren

im Gehörorgan zwischen den Haarzellen in den Maculae, Cristae und Papillae acusticae mit feinen Spitzen auslaufen.

In allen diesen Fällen haben wir es mit Sinnesnervenzellen zu thun, die, wie RETZIUS (l. c. p. 18) hervorhebt, nicht im Sinne der ältern Autoren als „spezifische Epithelzellen aufzufassen sind, die nur peripher mit einer Nervenfasern zusammenhängen, deren Ganglienzellen aber im Centralorgan liegen, sondern diese bipolaren, sensiblen Zellen sind selbst die Nervenzellen (Ganglienzellen), von welchen die fraglichen Nervenfasern entspringen, um in ihrem centralwärts angeordneten Verlauf die Centralorgane aufzusuchen und auf ihre Elemente in irgend einer Weise, wahrscheinlich nur durch Berührung (Contact), die Reizimpulse überzuführen“.

Das einfachste, wahrscheinlich auch ursprüngliche Verhalten dieser Sinneszellen nebst ihren Fortsätzen ist in allen den Fällen gegeben, wo wir von der bipolaren Zelle einen Fortsatz nach der Cuticula, einen nach dem Centralorgan abgehen sehen, die auf ihrem Verlauf weder Seitenäste abgeben noch mit andern Fasern in irgend welche Verbindung treten. Sowohl LENHOSSÉK als RETZIUS und SAMASSA haben aber bei den von ihnen untersuchten Thieren überall mehr oder weniger erhebliche Abweichungen von diesem ursprünglichen Verhalten gefunden. Da ich auch bei *Ligula* nicht selten Aehnliches beobachten konnte, will ich darauf etwas näher eingehen. Wie schon oben erwähnt wurde, gehen nicht selten sowohl von den Sinneszellen selbst als auch von deren beiden Ausläufern seitlich feine Fäserchen ab, die meist nach kürzerem oder längerem Verlauf frei zwischen den Epithelzellen endigen, in einigen Fällen aber wichtige Verbindungen herstellen, die mir einer eingehenden Beachtung werth erscheinen.

Von dem peripheren Zellfortsatz gehen nicht gerade selten feine Fäserchen ab, die in den meisten Fällen bald im Bereich der Epithelzellen endigen. Dasselbe bildet SAMASSA (56) für die peripheren Fortsätze von *Helix pomatia* ab, ohne, ebenso wenig wie ich, eine Erklärung dafür abgeben zu können. Auch RETZIUS (52, p. 10) beschreibt seitliche Verzweigungen des peripheren Sinneszellfortsatzes im Fühler von *Lepidonotus*.

Mit den Dendriten v. LENHOSSÉK's, welche sich an der Basis der meisten Sinneszellen von *Lumbricus* finden, könnten feine Fäserchen verglichen werden, die bisweilen vom Körper der Sinneszellen abgehen und bald frei endigen, ohne dass ich sie deshalb damit identificiren will.

Am häufigsten konnte ich aber von den centralen Fortsätzen der

Sinneszellen ein Abgehen von Seitenfasern verfolgen, die meist auch frei endeten, bisweilen aber auch direct in Fasern des subepithelialen Plexus übergehen. In Fig. 38 und 8 habe ich einige Fälle abgebildet, in denen ich eine Verbindung der Sinneszelle durch feine Ausläufer mit Plexusnerven sicher nachweisen konnte. Fig. 40 stellt einen, allerdings allein stehenden Fall dar; hier gehen von dem peripheren Fortsatz hinter einander zwei Fasern ab, die zum Plexus zurücklaufen, und von denen die eine, wie ich sicher feststellen konnte, in eine Nervenfaser des Plexus übergeht. RETZIUS (52, p. 16) fand bei den Sinneszellen der Limacinen auch nicht selten unzweifelhafte Verästelungen und Seitenzweige des centralen Sinneszellenfortsatzes, die sogar in einzelnen Fällen bis in das Epithel emporsteigen und hier „knotig varicos“ frei endeten. Er lässt die an dieser Stelle aufgeworfene Frage: „entweder sind hier wirklich frei endende Seitenzweige (Collateralen), oder auch sind den centralen Forsätzen Fasern anderer Art (motorische) beigemischt, welche sich später wieder von ihnen trennen“, unbeantwortet. Für letztere Annahme würde eine Beobachtung, die ich hier anführen will, sprechen, ohne dass ich an diesen einen Befund zu weitgehende Speculationen knüpfen will. In einem Fall fand ich nämlich eine directe Verbindung zwischen einer vom Zellkörper einer Sinneszelle herkommenden Faser mit einer SOMMER-LANDOIS'schen Zelle der äussern Ringmusculatur (Fig. 8). SAMASSA (58, p. 603) beschreibt aber eine ganz ähnliche Beobachtung am Fühler von *Helix pomatia*. Am peripheren Ende des Tentakelmuskels fand SAMASSA Zellen, die etwas grösser als die Sinneszellen sind und „einen starken, unverzweigten Fortsatz zur Körperoberfläche senden, während ein oder mehrere Fortsätze centralwärts entspringen, die sich im Muskel verzweigen; diese Endverzweigungen haben grosse Aehnlichkeit mit den Verzweigungen der motorischen Nerven in den Muskeln der Körperwand von *Arion*, wie sie von RETZIUS beschrieben und abgebildet werden“.

Diese Beobachtung legt die Vermuthung nahe, dass man es hier mit einer „motorischen Sinneszelle“ zu thun hätte, deren Function darin bestände: „mit ihrem peripheren Fortsatz Sinnesreize aufzunehmen und mit ihren centralen Fortsätzen auf den Muskel zu übertragen“. Zu demselben Schluss muss mich diese Beobachtung an *Ligula* führen. Wir haben hier (Fig. 8) eine Sinneszelle, welche ausser ihrem peripheren, mit dem typischen Endbläschen und Stiftchen versehenen Fortsatz noch drei andere abgiebt und zwar den centralen, in diesem Fall bis in die Region der innern Längsmuskeln zu verfolgenden Fortsatz, ferner einen in den Plexus übergehenden und

drittens einen langen varikösen Faden, der mit dem Myoblasten in Verbindung tritt, nachdem er vorher noch zwei Seitenfortsätze abgegeben hat.

In Bezug auf die Endigung der peripheren Sinneszellfortsätze in der Cuticula will ich noch zwei Angaben erwähnen, die ich bei HESSE (64) und ROHDE (60) für *Lumbricus herculeus* und *Ascaris* finde und die mit meinen Endstiftchen in der Cuticula übereinstimmen. HESSE fand bei *Lumbricus herculeus*, ausser den LENHOSSÉK'schen Zellen, besonders schlanke Sinneszellen, welche in grösserer Anzahl zu „Sinnesknospen“ vereinigt liegen. Diese Zellen tragen an ihren peripheren Enden „feine Härchen oder Stiftchen, welche die Cuticula durchbohren“. - „Es hat manchmal den Anschein, als ob die Stiftchen an ihrem Ende ein feines Knöpfchen tragen.“ ROHDE hält die sog. Pulpa in den Papillen von *Ascaris* „für das kolbig angeschwollene Ende der Nervenfasern, eine Art nervösen Endorgans, welche durch die Papille zu Tage tritt“. Die Endspitze tritt dann als feine Fortsetzung dieser Anschwellung „durch die Cuticula zu Tage, äusserlich nur von einem äusserst feinen Chitinhäutchen bedeckt“.

Ueber die zweite Art von sensiblen Nervenendigungen, über die freien Nervenendigungen im Epithel, wie ich sie für *Ligula* beschrieben habe, ist bisher bei Evertibraten wenig bekannt geworden.

RETZIUS (52) beschreibt zuerst in den Parapodien verschiedener Polychätenarten freie Nervenendigungen, „welche in ihrer reichlich dendritischen Endverzweigung die bei den höher stehenden Thieren normale Endigungsweise sensibler Nerven darzubieten scheinen“. Bei Mollusken sind freie Nervenendigungen ebenso wenig gefunden wie bei Arthropoden. Auch sind bei *Lumbricus* den verdienstvollen Forschern LENHOSSÉK und RETZIUS freie Nervenendigungen entgangen und erst jüngst durch SMIRNOW (62) auch hier gefunden und von RETZIUS (52a) und F. LANGDON (63) bestätigt worden. SMIRNOW beschreibt im Epithel der Körperhaut und des ganzen Nahrungsschlauches von *Lumbricus* feine, variköse Nervenfasern, die sich wiederholt theilen und schliesslich in verschiedener Höhe im Epithel knopförmig verdickt oder fein zugespitzt enden. Diese Fasern nehmen Antheil an der Bildung des subepithelialen Nervenplexus und verlaufen dann mit den centralen Fortsätzen der Sinneszellen und den motorischen Fasern zusammen zum Bauchmark. Da diese freien Nervenendigungen oft die in der Haut von *Lumbricus* so ungemein zahlreichen Schleimdrüsen umspinnen, schreibt SMIRNOW ihnen ausser der sensiblen auch noch eine die Secretion regulirende Function zu.

Ausserdem beobachtete dieser Forscher, dass die Blutgefässe des Regenwurms von „Nervenfasern und nervösen Zellfortsätzen umspunnen werden, denen wahrscheinlich die Bedeutung von Vasomotoren zukommt“.

Gehen wir nun zur Betrachtung des motorischen Nervensystems über. Für die Innervirung von Muskelfasern ist bei Cestoden bis auf eine Angabe bei SCHIEFFERDECKER (12, p. 479) meines Wissens nichts bekannt geworden<sup>1)</sup>. SCHIEFFERDECKER fand an einem Zerzupfungspräparat von *T. solium* zwei Muskelfasern, „bei denen sich in ihrem dicksten Theil ein kleiner feiner Fortsatz fand“. Dieser war „eine Faser von feinkörnigem Gefüge, welche bei beiden Muskeln ohne Grenze in die äussere, stark lichtbrechende Schicht überzugehen schien. Bei der einen Muskelfaser theilte sie sich vor ihrem Eintritt noch gabelförmig“.

Die Innervirung der Muskelfasern geschieht auf zweierlei Art, einmal mittelst der Myoblasten, zweitens direct an der contractilen Substanz. Auf erstere Art der Innervirung wurde schon bei der Beschreibung der Myoblasten hingewiesen. Ausschliesslich durch die Myoblasten innervirt werden alle die Muskelfasern, denen die Myoblasten nicht direct anliegen, sondern durch protoplasmatische Fortsätze mit den contractilen Fasern in Verbindung stehen. Die Myoblasten dieser Muskelfasern — die SOMMER-LANDOIS'schen Zellen — senden, wie wir schon sahen, einen oder mehrere Fortsätze in die Tiefe, um hier mit den Nerven des subepithelialen Plexus in Verbindung zu treten (Fig. 6, 7, 8). Man kann sich leicht überzeugen, dass ein einzelner Myoblast nicht nur mit einer, sondern oft mit 2 oder mehr Nervenfasern des Plexus zusammenhängt. Bei den andern Muskelfasern, denen die Bildungszelle seitlich anliegt, tritt die Nervenfasern nun theils durch die Myoblasten, theils an der contractilen Faser heran. Beides scheint gleich oft der Fall zu sein (Fig. 9–15). Ueber die Beziehung der Nerven zum Inhalt des Muskels kann ich keine nähern Angaben machen, da die GOLGI'sche Methode ein Studium dieser Verhältnisse nicht erlaubt. In einigen Fällen schien sich die Nervenfasern mit einer kleinen dreieckigen Verbreiterung an die Muskelfaser zu heften (Fig. 14), doch erlaubt dieses vereinzelte Vorkommen sicher keinen Schluss auf eine bestimmte Art der Innervirung, da diese kleine Hervorwölbung ebenso gut eines der zahlreichen eigenthümlichen Anhängsel der Muskelfasern sein kann, wie sie die mit Chromsilber imprägnirten Muskelfasern fast immer zeigen. In Fig. 11 habe ich zwei Transversalmuskeln abgebildet, die von zwei zwischen

1) Auf die Angabe von ROBOZ (29) habe ich schon bei der Besprechung der Musculatur (S. 102 u. 107) eingehend hingewiesen.

ihnen verlaufenden Nervenstämmen aus innervirt werden. Wir sehen hier einmal die von SCHIEFFERDECKER beobachtete gabelförmige Theilung der Nervenfaser kurz vor ihrem Ansatz an den Muskel und ferner die eine Faser durch eine äusserst feine, durch zahlreiche Knötchen perlschnurartig erscheinende Nervenfaser umspinnen werden.

Ueber die Herkunft dieser motorischen, der Muskelinnervirung dienenden Nerven kann ich Folgendes angeben: Die äussern Ring- und Längsmuskeln sahen wir von Nervenfasern innervirt werden, die dem subepithelialen Nervenplexus angehören. Recht häufig konnte ich auch Nervenfasern, welche die im Innern des Thieres gelegenen Transversal- und Dorsoventralmuskeln versorgen, bis in diesen Plexus hinein verfolgen. Bei andern Muskeln dieser Systeme, besonders bei solchen, die nicht weit von den Längsnerven entfernt lagen, sah ich die motorischen Fasern direct aus den Längsstämmen hervorgehen (Fig. 10, 12). Wo liegen die zu diesen Nervenfasern gehörigen Ganglienzellen? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zuerst feststellen, wo überhaupt Ganglienzellen zu finden sind. Mit Ausnahme der schon erwähnten, den freien Nervenendigungen ihren Ursprung gebenden Ganglienzellen des subepithelialen Plexus finden wir Ganglienzellen, welche in oder dicht neben den Längsnerven liegen, und solche, die in die hiervon abgehenden Nervenstämmen eingelagert sind. Beide kommen, meiner Meinung nach, für unsere Frage in Betracht. Wenn ich auch nicht einen ununterbrochenen Zusammenhang zwischen den Muskeln einerseits und den Ganglienzellen andererseits habe finden können, so kann ich als wahrscheinlich annehmen, dass die bis in die Längsnerven zu verfolgenden motorischen Nerven die Ausläufer von einigen der hier in grosser Menge vorkommenden Ganglienzellen sind. Ich komme hierauf bei der Besprechung des centralen Nervensystems zurück. Da ferner, wie ich schon ausführte, sehr viele der von dem Längsnerven zum Plexus hinziehenden Nervenstämmen durch spindelförmige Ganglienzellen unterbrochen sind, andererseits aber viele Muskeln ihre Nerven aus diesem Plexus beziehen, so möchte ich auch einen Theil dieser Ganglienzellen für motorische halten, während ein anderer Theil zu den freien Nervenendigungen gehören wird, die nicht mit Zellen des Plexus in Verbindung stehen, sondern, wie wir sahen, über diesen hinaus in die Tiefe verliefen.

Wir würden also bei *Ligula* eine scharfe Trennung zwischen motorischem und sensiblem Nervensystem haben, doch im Vergleich zu *Lumbricus* in so fern eine Abweichung, als hier nach RETZIUS (51) die motorischen Nervenzellen alle in den Ganglien des Bauchmarks

liegen und von hier aus ihre Stammfortsätze an die Körpermuskeln entsenden, während auch bei *Ligula* die sensiblen Nervenzellen unter dem Epithel liegen und ihre Stammfortsätze in das Centralorgan senden, wo sie percipirte Sinneseindrücke durch Contact auf die motorischen Fasern übertragen.

Jedenfalls bedarf es gerade hier noch weiterer Untersuchungen, um auch für die Cestoden diese Fragen ihrer definitiven Beantwortung näher zu bringen.

### b) Centrales Nervensystem.

Leider ist es mir trotz zahlreicher Versuche nicht gelungen, eine brauchbare Imprägnirung des Kopfes von *Ligula* zu erhalten, und ich werde im Folgenden nur meine Befunde über den Bau und die Structur der Längsnerven angeben, welche sich für die Imprägnirung günstiger erwiesen.

Ich werde bei der Beschreibung des centralen Nervensystems zunächst die mit Sublimat conservirten und mit Orange-g Hämatoxylin gefärbten Schnitte berücksichtigen und das hieran Ermittelte mit den nach der GOLGI'schen Methode behandelten Präparaten vergleichen.

Bei *Ligula* verlaufen die beiden Längsnerventämme durch das ganze Thier hindurch in der Mittelschicht ausserhalb des inneren Gefässplexus. Sie besitzen, wie man sich auf Flächenschnitten leicht überzeugen kann, in ihrem ganzen Verlauf annähernd den gleichen Durchmesser. Quercommissuren, wie sie WILL (56) bei *Caryophyllaeus* und KÖHLER (61) bei *T. expansa* feststellten, sind nicht vorhanden. Niemals habe ich die von KIESSLING (30) bei *Ligula* beobachteten „Anschwellungen der Längsnerven, welche immer mit der Strobilation Hand in Hand gehen“, nachweisen können. In unregelmässiger Aufeinanderfolge sieht man oft nach innen und aussen Seitennerven aus den Hauptstämmen austreten, die bisweilen bis in die Längsmusculatur zu verfolgen sind, sich aber dann in einzelne Fasern auflösen und in dem umgebenden Gewebe verschwinden.

Was nun die histologische Structur der Längsstämme betrifft, so zeigen diese auf ihrem ganzen Verlauf den gleichen Bau. Sie sind vom umgebenden Parenchym deutlich abgesetzt, indem sich letzteres um die Längsstämme herum besonders dicht zusammenlagert und für die Nerventämme eine ziemlich dichte Hülle mit zahlreichen Kernen bildet. Auf Querschnitten zeigen die Längsnerven einen eigenthümlichen maschigen, spongiösen Bau. Inmitten der umgebenden Hülle sehen wir ein feines spongiöses Netzwerk, dessen verschieden dicke

Maschen aus feinen, an einander gelagerten Punkten und Fäserchen gebildet erscheinen, während die Maschen selbst leer sind.

Längsschnitte dagegen lassen die Nerven fein fibrillär zu einzelnen Zügen neben einander angeordnet erscheinen, die nicht selten durch grosse, theils mitten in der Nervenmasse, theils an der Seite liegende Zellen unterbrochen sind. Diese Zellen besitzen Spindelform und liegen mit ihrer Längsaxe im Verlauf der Nervenfaser; sie scheinen in zwei Fortsätze ausgezogen, die oft eine Strecke weit zwischen den Fasern verfolgt werden können (Figg. 53, 54). In diesen Zellen sind Kern und Protoplasma gut differenzirt. Der Kern tritt als scharf begrenztes helles Bläschen aus dem Plasma hervor und zeigt meist mehrere grössere Nucleolen, ist aber sonst wie das Zellplasma fein granulirt. Auffallend ist die Grösse dieser Zellen; ihre Länge beträgt 35—50  $\mu$ , ihre Breite 5—9  $\mu$ . Einmal auf diese Zellen aufmerksam geworden, fand ich sie nicht nur sehr oft in den Längsstämmen wieder, sondern auch in den abgehenden Seitennerven und nicht selten mitten im Parenchym, scheinbar ohne Verbindung mit Nervenfasern (Fig. 52). Zu verwechseln sind sie ihrer Grösse und des hell gefärbten Inhalts wegen nicht leicht mit andern Zellen.

Vergleichen wir diese Befunde mit den GOLGI'schen Präparaten, so finden wir hier nicht nur eine Bestätigung des oben Angeführten, sondern so viel neue und überraschende Thatsachen, dass sie uns das Nervensystem der Cestoden in einem ganz andern Lichte erscheinen lassen. Auch hier gelangt man am besten zum Verständniss des Faserverlaufs an Sagittal- und Horizontalschnitten. Auf beiden findet man denn gewöhnlich eine Anzahl von in der Längsrichtung verlaufenden Fasern imprägnirt und die oben beschriebenen grossen Zellen, über deren Natur als Ganglienzellen nun kein Zweifel mehr bestehen kann (Fig. 49, 50). Hier sehen wir diese Ganglienzellen in der Längs- und Querrichtung angeordnet und die beiden spindelförmig ausgezogenen Enden in zwei stärkere Nerven auslaufen, während vom Körper der Zelle her feinere, oft mehrfach verzweigte Fasern in die Masse der Längsnerven ausstrahlen. Liegen die Ganglienzellen in der Längsrichtung, so ziehen auch die beiden Hauptfortsätze in der Längsrichtung innerhalb des Nervenstranges hin, hier und da feine Seitenzweige abgebend. Ueber den Verbleib dieser Fasern kann ich nur angeben, dass sie oft zwischen den Längsfasern auszulaufen scheinen, oft aber auch weite Strecken hin bis an die Grenze des Präparats zu verfolgen waren. Die andern, querliegenden Ganglienzellen bleiben mit den feinen, vom Zellkörper selbst abgehenden Fasern in der Substanz der

Längsstämme, senden aber ihre stärkeren Ausläufer gewöhnlich nach der entgegengesetzten Richtung in den Körper hinaus.

Einen weiteren höchst wichtigen Aufschluss geben uns diese Schnitte über das Verhalten der aus den Längsstämmen austretenden Seitennerven. Diese stellen keine Umbiegungen der Längsfasern nach aussen dar, sondern sie entspringen immer als neue Fasern, welche äusserst reichhaltig wurzelförmig verzweigt in den Längsstämmen entstehen und dann rechtwinklig zu diesen in den Körper austreten.

Die Figg. 47, 48 zeigen dieses Verhalten in schönster Weise. Die Nervenfasern treten einzeln oder zu mehreren vereinigt von allen Seiten an die Längsstämme heran und lösen sich, im Innern derselben angelangt, sofort unter zahlreichen Verzweigungen und Verästelungen zu einer fast unentwirrbaren Dendritenmasse auf. Nicht selten beobachtet man (Fig. 48) einzelne Fasern rechtwinklig von dem Seitennerven abbiegen und dann, feine Seitenfasern abgebend, eine Strecke weit in den Längsstämmen auf- und abwärts hinziehen, um endlich frei auszulaufen.

Die zahlreichen freien Verästelungen der Seitennervenwurzeln greifen nun sowohl mit den benachbarten und gegenüberliegenden, als auch mit den Ausläufern der im Längsnervenstamm verlaufenden Nervenfasern und Ganglienzellfortsätzen so in und durch einander, dass ein schier unentwirrbares Nervengeäst entsteht, wie es die beste Zeichnung kaum wiederzugeben im Stande ist. Jedenfalls, das sei hier schon besonders hervorgehoben, ist ein Ineinanderübergehen von verschiedenen Nervenfasern niemals mit Sicherheit zu constatiren.

Ausser den im Innern der Längsnerven liegenden Ganglienzellen finde ich nicht selten in unmittelbarer Nähe der Längsnerven multipolare Ganglienzellen, die mit den an gefärbten Schnitten beobachteten identisch sind. In Fig. 59 habe ich solche im Querschnitt und in Fig. 50 im Flächenschnitt abgebildet. Diese Zellen sind nicht spindlig gebaut, sondern unregelmässig verzweigt; sie senden (Fig. 50) einen oder mehrere Ausläufer (Fig. 59) in den Körper, eine grössere Anzahl feiner und vielfach verzweigter Fortsätze aber in die Längsnerven, welche dann hier frei ausstrahlen. In der Fig. 50 ist ausserdem eine sehr grosse bipolare Ganglienzelle imprägnirt, die auch ausserhalb der Längsstämme liegt und einen Fortsatz ins Parenchym, einen centralwärts entsendet. Letzterer giebt zunächst einen reich verzweigten Seitenfortsatz ab und verlässt dann auf der anderen Seite das Centralorgan wieder, wo er nicht weiter imprägnirt war. Die ungewöhnliche Dicke des einen Fortsatzes ist hier jedenfalls dadurch bedingt, dass

sich der Chromsilberniederschlag nicht in, sondern auf der Oberfläche der Faser gebildet hat.

Fassen wir nun den Verlauf der im Längsnervenstamm entspringenden Seitennerven ins Auge, so können wir hier drei Arten von Seitennerven unterscheiden:

1) Die peripheren Fortsätze der in den Längsnerven liegenden Ganglienzellen.

2) Solche Seitennerven, in deren Verlauf zur Peripherie Ganglien eingeschaltet sind.

3) Die centralen Fortsätze der Sinneszellen.

Die Seitennerven, welche als unmittelbare Fortsätze der Ganglienzellen der Längsnerven austreten, besitzen jedenfalls motorische Function. Einentheils konnte ich sie bis zum äusseren Nervenplexus verfolgen, von dem wir sowohl die SOMMER-LANDOIS'schen Zellen als auch manche Parenchymmuskeln innervirt sahen, andernteils konnten wir die von Muskeln in der Nähe der Längsnerven kommenden Nervenfasern bis in die Längsstämme verfolgen. Dass diese Ganglienzellen sensiblen Fasern den Ursprung geben, möchte ich deshalb bezweifeln, weil wir die sensiblen Ganglienzellen im subepithelialen Plexus in grosser Menge antreffen. Höchstens könnten sie zum Theil zu den Fasern gehören, die unter der Cuticula mit Endbäumchen frei endigen, dann aber in die Tiefe zu verfolgen waren.

Zur zweiten Art von Seitennerven, in deren Verlauf zur Peripherie eine Ganglienzelle eingeschaltet ist, gehören die meisten aller Seitennerven. Zunächst kämen die peripheren Fortsätze der dicht neben den Längsstämmen liegenden Ganglienzellen in Betracht, welche nicht weit zu verfolgen waren, während die centralen im Längsnerven verästelt ausliefen. Ferner die Seitennerven, welche auf sehr vielen Querschnitten zu finden sind und im Längsstamm wurzelförmig entspringen (Fig. 51, 60), dann in mehr oder weniger grosser Entfernung vom Ursprung eine spindelförmige Anschwellung zeigen, die etwas grösser ist als die Sinneszellen. Peripherwärts von dieser bipolaren Ganglienzelle verlaufen diese Fasern dann bisweilen verzweigt, meist aber unverzweigt zum subepithelialen Plexus. Diese Zellen sind jedenfalls mit den von mir an Sublimatpräparaten beschriebenen Zellen identisch, welche ich mitten im Parenchym antraf, ohne eine Verbindung mit Nervenfasern zu sehen. Diese Zellen dürften mit motorischen, vielleicht auch sensiblen Fasern in Verbindung stehen, denn vom Plexus wissen wir viele Muskeln innervirt; sie können aber auch mit den in die Tiefe zu verfolgenden freien Nervenendigungen in Zusammenhang stehen.

Dass schliesslich die centralen Fortsätze der Sinneszellen im Centralorgan frei endigen, habe ich bei *Triaenophorus* gesehen und ist für *Ligula* wahrscheinlich. Zu den im Längsstamm sich wurzelförmig auflösenden Seitennerven dürften ausser diesen Sinneszellfortsätzen auch die Fasern gehören, welche die Verbindung zwischen den Ganglienzellen des äussern Nervenplexus mit den Längsnerven herstellen.

Schon beim Studium der gefärbten Längs- und Querschnitte von *Ligula* ist, wie bereits erwähnt wurde, unschwer zu erkennen, dass die Längsnerven deutlich vom Parenchym abgegrenzt sind. Es ist allerdings sehr schwierig, hier zu einem Urtheil zu gelangen, ob sich nur die Parenchymzellen mit ihren Ausläufern in dichter Aneinanderlagerung um die Nervenfasern gruppiert haben und so eine dunkler gefärbte Hülle darstellen oder ob den Längsnerven eine eigene Hülle zukommt. Auch diese Frage ist durch die GOLGI'sche Methode für *Ligula* zur Entscheidung gebracht worden.

Die Längsnerven von *Ligula* besitzen eine eigene, aus verästelten Zellen gebildete Hülle. Wir können diese Hüllzellen am besten auf Sagittal- und Horizontalschnitten übersehen, auf denen sie sich so darstellen, wie ich in Fig. 57, 58 abgebildet habe.

Diese Hüllzellen stehen in gewisser Uebereinstimmung mit den Parenchymzellen, unterscheiden sich aber von diesen durch bedeutend kürzere Ausläufer, welche den aus der Kleinhirnrinde bekannten Moosfasern sehr ähnlich sind. Von einem relativ kleinen, unregelmässig gestalteten Zellkörper strahlen nach allen Richtungen Fortsätze aus, die vielfach verzweigt und verästelt sind und durch kleine Seitenanhängsel und Verdickungen dem Ganzen ein moosartiges Aussehen verleihen. Die Fortsätze dieser Hüllzellen nehmen ihre Hauptausdehnung in der Richtung der Längsnerven und umhüllen diese von allen Seiten, indem sich oft mehrere über einander an die Nervenstämme anlegen, so vollständig, dass für diese hierdurch eine feste Hülle geschaffen ist. Fig. 55, 56 zeigen dieses Verhalten sehr deutlich im Querschnitt. Niemals habe ich mich davon überzeugen können, dass Fortsätze der Hüllzellen in das Innere der Längsnerven hineinragen, wohl aber davon, dass einzelne Fasern der Hüllzellen in das umgebende Parenchym ausliefen. Vielleicht sind diese Hüllzellen aus Parenchymzellen entstanden, welche für den besonderen Zweck, die Nervenstämme zu umhüllen, modificirt wurden.

Ich will nun versuchen, die im Vorstehenden angeführten That-sachen mit den Beobachtungen früherer Forscher zu vergleichen.

Nachdem zunächst die Frage, ob den Cestoden überhaupt ein

Nervensystem zukomme, durch NITSCHKE (9), SCHNEIDER (10), SCHIEFFER-DECKER (12), LEUCKART (22), STEUDENER (18) u. A. in bejahendem Sinne entschieden war und die spongiösen Längsstämme als die Längsnerven erkannt worden waren, trat die Frage nach der morphologischen Bedeutung dieses Organs in den Vordergrund. So sagte KAHANE (21) am Schlusse seiner Betrachtung über das Nervensystem: „Wenn man nun das Nervensystem als erwiesen und als aus den hier aufgezählten Theilen bestehend ansieht, so entsteht die Frage, welcher Antheil als Centralorgan zu gelten habe und was uns an peripheren Gebilden bekannt ist.“

Diese Untersuchung führt natürlich auch zur Berührung der wichtigen Frage, in wie weit man das Nervensystem der Cestoden mit dem centralen Nervensystem höherer Thiere homologisiren darf.

Vor allem gehen die Ansichten der Autoren sehr aus einander in der Beurtheilung der Fragen, ob in dem Verlauf der Längsnerven Ganglienzellen mit Sicherheit zu finden sind und ob ausser Nervenfasern auch noch Bindegewebelemente, sei es als Hülle, sei es als inneres Stützgewebe, am Aufbau der Längsstämme theilnehmen.

Beschäftigen wir uns zunächst mit der zweiten Frage. Von den Forschern, welche *Ligula* selbst untersucht haben, behauptet STEUDENER (18), dass die Längsstämme aus feinen Fibrillen bestehen, die neben einander in dem Maschenwerk verlaufen, welches als Stützsubstanz dient. Dasselbe giebt KIESSLING (30) an; er sagt (p. 22) wörtlich: „Besonders auf Querschnitten, welche von den durchschnittenen Längsfasern fein punktirt erscheinen, zeigen uns die Nervenstränge ausserdem noch ein feinfaseriges Maschenwerk, anscheinend von Intercellularsubstanz und Bindegewebe — womit es grosse Aehnlichkeit hat — zusammengesetzt und mag dasselbe zur Stütze, vielleicht auch zur Isolirung der Nervenfasern nicht unwesentlich beitragen, wie denn auch eine dichtere Zusammenlagerung von Bindegewebszellen in der unmittelbaren Umgebung der Stränge diesem Zweck dienen und zugleich dem so wichtigen Apparat Schutz sichern dürfte.“ Dieser nicht nur für die Längsstämme von *Ligula*, sondern auch fast aller Cestoden wiederkehrenden Auffassung tritt zuerst PINTNER (23) entgegen. Nach ihm sind die im Querschnitt erscheinenden Maschen nicht bindegewebiger Natur und nur zur Stütze und Isolirung der Nervenfasern da, sondern die Nervenfasern selbst.

„Die Masse, die ich in den Zwischenräumen fand, war ziemlich homogen, und ich glaube, dass die queren, das Maschenwerk bildenden Balkchen selbst die Querschnitte der wahrscheinlich reihenweise neben einander stehenden Fibrillen darstellen.“

NIEMIEC (34) kommt auf Grund seiner Untersuchungen an *Ligula* und anderen Cestoden ebenfalls zu dem Schluss, „dass das zarte Balkenwerk das nervöse Element ist“, weil er besonders bei *Ligula* die verzweigten Enden der im Gehirn gefundenen Ganglienzellen in dem Balkenwerk verlaufen sah „und weil aus ihnen die Seitennerven entspringen“. Doch er fügt noch einen Zweifel an dieser Auffassung an: „Es ist jedoch dabei nicht ausser Acht zu lassen, dass Zellen von aussen her, d. h. vom umgebenden Grundgewebe, stellenweise den Nervenstrang durchsetzen und an der Balkenbildung theilnehmen können.“

Im Vergleich mit meinen Befunden bestehen diese Angaben PINTNER's und NIEMIEC's — diese bis auf den eben citirten Satz — völlig zu Recht. Denken wir einen Augenblick an die Figg. 47, 48, welche uns das Verhalten der Seitennervenzellen im Längsstamm zeigen, so können wir uns leicht einen Begriff von dem wirren Durcheinander machen, wie es ein Querschnitt durch dieses Organ bieten muss. Finden wir doch auf dem Querschnitt nicht nur die querdurchschnittenen Längsfasern, die dann als Punkte erscheinen, sondern auch die nach allen Richtungen verästelten Seitenwurzeln, welche im Querschnitt theils als Punkte, theils als Fäserchen und Maschen wiederkehren. Querschnitte, wie sie die Figg. 59, 60 wiedergeben, zeigen deutlich, dass die Maschen gerade von den einmündenden Seitennerven und Ganglienzellfortsätzen gebildet werden. Hier gerade sieht man die zum grossen Theil ungefärbten Maschen von den imprägnirten Verästelungen einmündender Fasern gebildet werden.

Wenn NIEMIEC (l. c.) ausserdem noch „Zellen von aussen her den Nervenstrang durchsetzen und an der Balkenbildung theilnehmen“ lässt, so muss ich für *Ligula* mit Sicherheit dieses Verhalten für andere als Ganglienzellen ausschliessen. Ich halte es für leicht möglich, dass dieser exacte Beobachter hier dasselbe gesehen hat, ohne die Zellen als Ganglienzellen erkannt zu haben.

Von fast allen Autoren, bei denen ich Angaben über das Nervensystem von *Ligula* finde, wird mit mehr oder weniger Nachdruck eine Umhüllung der Längsnerven durch enger angeordnetes Grundgewebe mit zahlreichen Kernen betont. Von anderen Forschern aber, welche genaue Untersuchungen über die Anatomie der Cestoden ausgeführt haben, finde ich diesen Punkt nur zum geringsten Theil bestätigt; im Gegentheil, von den meisten wird besonders hervorgehoben, dass die Längsnerven ohne besondere Hülle unmittelbar im Parenchym eingebettet erscheinen. Ich glaube deshalb, dass sich die verschiedenen

Formen hierin verschieden verhalten, *Ligula* besitzt jedenfalls eine eigene Hülle für die Längsnervenstämmе. Auch hier dürften Versuche mit der GOLGI'schen Methode zu interessanten Resultaten führen.

Ebenso wie in diesen Fragen weichen die Ansichten der Autoren über das Vorhandensein von Ganglienzellen in den Längsnerven und der daraus gefolgerten Schlüsse über die Bedeutung dieser Organe aus einander.

Bei *Ligula* sind bisher keine Ganglienzellen in den Längsnerven beschrieben worden.

Zuerst berichtet KAHANE (21) von Zellen in den Längsnerven von *T. perfoliata*, welche „untrügliche Charaktere von Ganglienzellen tragen“, er schlägt auf Grund dieser Beobachtung vor, die bislang als „spongiöse Stränge“ bezeichneten Längsstämme passender als „ganglionäre“ Stränge zu bezeichnen.

LEUCKART (22, p. 378) bestätigte bald darauf diese Befunde von KAHANE.

PINTNER (23) beschreibt für *Tetrarhynchus* im Verlauf der Längsnerven Kerne, „die sich kaum von Parenchymkernen unterscheiden, sie besitzen alle ein höchst spärliches Protoplasma, welches spindel- oder vielmehr fadenförmig angelagert ist, eine ellipsoide Gestalt, die Längsaxe dem Längsverlauf der Stämme orientirt und legen sich so dicht gedrängt dem Stamm an, dass es, zumal auf Querschnitten, den Anschein hat, als ob sie einen Zellbelag desselben bildeten“.

Ebenso fand LANG (26) bei *Amphitina* bipolare Ganglienzellen in der Gehirncommissur und den Seitennerven, in letzteren besonders da, „wo Aeste nach aussen abgehen“.

ROBOZ (29) beschreibt für die Längsnerven am *Solenophorus megalcephalus* sehr schöne „bipolare Nervenzellen“, die einen Kern und Kernkörperchen besitzen, welcher, von „fein granulirtem Plasma umgeben“ ist, „welches sich meistens in zwei lange Ausläufer fortsetzt, die in den meisten Fällen mit den Nervenfasern in Verbindung stehen“. Dieser Befund wird von GRIESBACH (31) bestätigt. Auch HAMANN (33) sah in den Längsstämmen von *T. lineata* „Nervenfibrillen mit aufliegenden und dazwischen liegenden Ganglienzellen“. NIEMEC (34) stellt das Vorhandensein von Ganglienzellen in den Längsnerven als nicht so sicher hin wie die früheren Forscher; er sagt nämlich: „In den lateralen Strängen sind oft zahlreiche, stark tingirte Kerne vorhanden, um welche jedoch der Plasmaleib kaum zu erkennen ist. Hier bei *Bothriocephalus* gestaltet sich die Beantwortung der Frage nach der Natur dieser Kerne ebenso schwierig bei wie bei *Schistocephalus*“.

Nur die Annahme, dass die Kerne theils den in plasmischen Zügen sich erstreckenden Nervenzellen, theils dem eindringenden Grundgewebe angehören, kann uns über diese schwierige Frage theilweise hinweghelfen.“

WILL (56) fand bei *Caryophyllaeus* ebenfalls spindelförmige Zellen in den Längsnerven, welche er mit feinen Fortsätzen in die Längsfibrillen verlaufen sah und im Anschluss an die angeführten Autoren für Nervenzellen deutet.

Diese an den verschiedensten Formen aller Cestodengattungen erlangten Resultate stellen einmal das Vorhandensein von Nervenzellen in den Längsstämmen sicher und stimmen darin überein, dass dies spindelförmige (bipolare) Ganglienzellen sind. Auch bei *Ligula* gehören die in den Längsstämmen selbst liegenden Zellen dem Typus der bipolaren Ganglienzellen an. Jetzt dürfte auch der Zweifel NIEMIEC'S (l. c.) gehoben sein, ob er die genannten Zellen dem Bindegewebe oder dem Nervensystem zurechnen soll. Bei *Ligula* beschrieb ich ganz ähnliche Zellen (Figg. 52—54), über deren Bedeutung die GOLGI'sche Methode keinen Zweifel übrig liess.

In Berücksichtigung all dieser Befunde kann man jetzt das Vorhandensein von Ganglienzellen ausserhalb des Gehirns bei den Cestoden als gesichert betrachten, und zwar sind die Ganglienzellen nicht nur in den Längsstämmen, sondern auch ausserhalb dieser im Körper zu finden. Letztere stehen dann mit den Längsstämmen durch einen oder mehrere Fortsätze in Verbindung.

In Würdigung des wenigstens für einen Cestoden von mir festgestellten Aufbaues der Längsnerventämme und zwar ihrer Zusammensetzung aus Längsnerven, Ganglienzellen und deren Ausläufern sowie der wurzelförmig abgehenden Seitennerven dürfte es jetzt nicht mehr als verfrüht angesehen werden, diese Organe mit dem nervösen Centralorgan höherer Thiere zu homologisiren. Dieser Versuch, die Längsnerven der Cestoden mit dem Bauchmark höherer Thiere für homolog zu erachten, ist schon von frühern Autoren mit mehr oder wenig Reserve gemacht worden. KAHANE (21) legt auf Grund der von ihm bei *T. perfoliata* gefundenen Ganglienzellen die Deutung nahe, dass man „die Stränge selbst entweder in der ganzen Proglottidenreihe oder in jede Proglottis insbesondere füglich als ein noch undifferenzirtes Bauchmark ansehen dürfte“.

NIEMIEC (34) vertritt auf Grund umfassender Untersuchungen des Nervensystems der meisten Cestoden einen entgegengesetzten Standpunkt. Er kann sich, trotzdem er an der Existenz von Ganglienzellen

in den Seitensträngen nicht zweifelt, „dennoch der Auffassung KAHANE's bezüglich der Längsstämme als Nervencentren nicht anschliessen. Die Nervenstränge, mögen sie noch so kräftig ausgebildet sein, bieten stets andere Strukturverhältnisse als der centrale Knoten, in welchem sämtliche Nervenzweige entspringen“.

Nach dieser Auffassung hätten wir die Längsstämme nur als Sammelbahnen für alle die gemeinschaftlich zum Gehirn, dem einzigen Centralorgan, verlaufenden Nervenfasern anzusehen, in deren Verlauf allerdings hier und da Ganglienzellen eingelagert wären. Dass dies aber keineswegs dem thatsächlichen Verhalten entspricht, habe ich wiederholt betont.

Wenn das Vorkommen von Ganglienzellen allein noch nicht genügen sollte, die Längsstämme für ein nervöses Centralorgan zu halten, so ist dies, meines Erachtens, mit Sicherheit dadurch bewiesen, dass die Seitennerven und Sinneszellfortsätze nicht als lateral vom Stamm abbiegende Fasern austreten, sondern als selbständige Fasern mit wurzelförmigen Verzweigungen zwischen den Fasern und Ganglienzellfortsätzen der Längsstämme entspringen bzw. endigen und so schon hier eine Reizübertragung von sensiblen auf motorische Fasern ermöglichen.

Haben wir aber die Längsnerven der Cestoden als ein Centralorgan erkannt, dann liegt die Versuchung nahe, dieses mit dem Centralorgan höherer Thiere zu vergleichen. In erster Reihe dürften hierfür die Seitennerven der Nemertinen (BÜRGER, 68) und das Bauchmark der gegliederten Würmer in Betracht kommen. Da nun gerade in der neuesten Zeit die feinere Anatomie des Bauchmarks der Oligochäten durch LENHOSSÉK und RETZIUS in hervorragender Weise gefördert und zu einem gewissen Abschluss gebracht wurde, so will ich meinen Vergleich an der Hand dieser Untersuchung durchzuführen suchen.

Nach diesen Forschern besteht das Bauchmark der Oligochäten aus einer doppelten Reihe ganglionärer Anschwellungen, welche jederseits durch Längscommissuren, unter sich aber durch kurze Querverconnective verbunden sind. Von jeder Ganglienanschwellung entspringen drei Nervenstämme, von denen die beiden letzteren ihres nahen Ancinanderliegens wegen als ein Doppelnervenpaar aufgefasst werden. Innerhalb der Ganglienanschwellung liegt stets je eine multipolare Ganglienzelle und in bilateraler Symmetrie angeordnet eine grosse Menge unipolarer Zellen. Hin und wieder kommen auch vereinzelte bipolare Zellen vor. Die Stammfortsätze der unipolaren Zellen verlassen das Bauchmark stets durch die distale Wurzel des Doppel-

nerven und gehen als motorische Fasern an die Musculatur. Durch alle drei Lateralnerven, besonders aber durch die proximalen Wurzeln, treten die centralen Fortsätze der Sinneszellen in das Bauchmark ein, um hier, meist in einen auf- und absteigenden Ast getheilt, mehrfach verzweigt frei zu enden. Die bilaterale Symmetrie ist bei allen austretenden Fasern in so fern gewahrt, als diese immer nur die Körperhälfte versorgen, auf deren Seite sie das Bauchmark verlassen. Die multipolaren Zellen stehen vielleicht mit den jüngst von SMIRNOW (62) entdeckten freien Nervenendigungen in Verbindung.

Beim Vergleich dieses Centralorgans mit unserer *Ligula* müssen wir zunächst von den Unterschieden absehen, welche durch die Segmentation der Oligochäten bedingt sind, aber nicht so gross erscheinen, dass sie diesen Vergleich von vornherein illusorisch machten.

Bei beiden Thieren haben wir zwei im Vorderende durch eine Commissur verbundene Längsstämme. In den Längsstämmen beider Ganglienzellen in grosser Menge, hier den Segmenten entsprechend concentrirt, dort im ganzen Verlauf unregelmässig vertheilt. Die Ganglienzellenanhäufungen der Oligochäten sind durch Connective regelmässig mit einander verbunden, welche bei *Ligula* fehlen; hier sind zwei Beobachtungen an Cestoden besonders wichtig. Einmal die erwähnten, regelmässig wiederkehrenden Quercommissuren zwischen den Längsnerven von *Caryophyllaeus* (WILL, 56) und *T. expansa* (KÖHLER, 61) und zweitens eine Angabe RIEHM's (24). R. fand in den Längsnerven von *Dipylidium pectinatum* RIEHM „in ihrem Verlauf durch die Proglottidenkette, dem Hinterrande einer jeden Proglottis genähert eine, wenn auch nur schwache Anschwellung, von welcher sowohl nach der Rindenschicht als auch nach der Innenschicht der Proglottis zu ein kräftiger Nerv entspringt, ja auf Querschnitten wollte es sogar erscheinen, als sei ein jeder derselben aus zwei zusammengesetzt. Ob die Anschwellung die Ganglienzellen, welche sich in den Kopfganglien finden, in reichlicher Menge enthalten, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, da das bezügliche Material vor der Bearbeitung bereits fast 4 Monate in Spiritus conservirt war“. Dass ich eine ähnliche Beobachtung KIESSLING's (30) an *Ligula* nicht bestätigen konnte, erwähnte ich bereits.

Kehren wir zu unserer Gegenüberstellung zurück, so finden wir bei beiden Thieren in den Längsstämmen Fasern in der Längsrichtung verlaufen, sehen Ganglien in ihnen liegen, die einen Theil ihrer Fortsätze im Längsstamm verbreiten und mindestens einen zur Peripherie schicken; gänzlich übereinstimmend aber sind die centralen

Sinneszellfortsätze, die bei beiden frei im Centralorgan verästelt auslaufen. Die bilaterale Symmetrie, welche sich bei den Oligochäten auch in der Verbreitung der Nervenfasern auf der Seite ihres Austrittes aus dem Ganglion ausspricht, ist bei den Cestoden nicht so streng durchgeführt, als hier die Nerven nach allen Richtungen unregelmässig die Längsstämme verlassen und auch bisweilen, wie ich feststellen konnte, von der Seite ihres Austrittes aus dem Centralorgan nach der andern überwechseln.

Ziehen wir das Facit aus diesem Vergleich, so steht meines Erachtens der Auffassung nichts entgegen, dass die Längsnervenstämme der Cestoden als ein noch nicht differenziertes Bauchmark aufzufassen und diesem Organ der höheren Thiere homolog zu erachten sind.

Eine niedere Stufe nimmt es in so fern ein, als die Ganglien noch unregelmässig in oder neben den Längsstämmen vertheilt liegen, noch nicht concentrirt sind und indem die Seitennerven nicht in regelmässig wiederholten Wurzeln entspringen, wodurch die scharfe Trennung in motorische und sensible Wurzeln, wie wir sie bei den Annulaten schon finden, bei den Cestoden noch fehlt. Uebereinstimmend ist nicht nur das Vorkommen von Ganglienzellen, sondern auch deren gleiches Verhalten im Centralorgan und die Art der centralen Endigung der Sinneszellfortsätze, wodurch bei beiden im Centralorgan eine Uebertragung der Sinnesreize durch Contact ermöglicht wird.

### Körbchenzellen.

Beim Studium der peripheren Sinneszellfortsätze an den GOLGI'schen Präparaten von *Ligula* fand ich gelegentlich eigenthümliche Gebilde in der Cuticula, welche mit tiefer liegenden Zellen in Verbindung standen, über deren Zugehörigkeit oder Function ich im Unklaren blieb. Weder von Cestoden noch anderen Thieren her ist mir ein ähnliches Gebilde bekannt.

Zur bessern Orientirung will ich der Beschreibung der von mir als „Körbchenzellen“ bezeichneten Gebilde eine kurze Bemerkung über die Cuticula vorausschicken. Porencanäle, wie sie früher für viele andere Cestoden beschrieben wurden, kommen in der ziemlich dicken Cuticula von *Ligula* nicht vor; in dieser finden sich aber zahlreiche breite Einsenkungen, welche dicht über der Basis der Cuticula blind enden.

Schon an gewöhnlich gefärbten Präparaten sind diese Einsenkungen wahrzunehmen, doch von ihrer Menge und Verschiedenheit geben erst

GOLGI'sche Präparate Aufschluss. Wie ich auch auf allen Zeichnungen wiedergegeben habe, imprägniren sich diese relativ grossen Canäle fast immer mit dem Chromsilberniederschlag. Man findet dann die zahlreichen Einsenkungen neben einander liegen. Sie haben eine Breite von  $1-4\ \mu$  und erstrecken sich bis zu  $\frac{3}{4}$  bis  $\frac{4}{5}$  der Dicke der Cuticula in diese hinein, um blind zu enden. Völlige Durchbohrungen der Cuticula habe ich nie beobachten können. In seltenen Fällen theilen sie sich gablig, noch seltener in drei oder mehr blind endende Aeste.

Zu diesen Cuticulareinsenkungen stehen nun die Körbchenzellen in eigenthümlicher Beziehung. Bei Anwendung starker Vergrösserungen finden wir in der Cuticula unter einigen dieser Einsenkungen zierliche körbchenartige Gebilde, welche durch einen Fortsatz mit einer Zelle in Verbindung stehen. Auf Fig. 61 — 67 habe ich die verschiedensten Formen dieser Zellen abgebildet. Wir sehen in diesem Fall den Boden der Einsenkung von einer Anzahl feiner Stäbchen umgeben, die in zwei Reihen angeordnet sind. Der Zellfortsatz löst sich jedesmal genau an der Basis der Cuticula in eine Anzahl kurzer und etwas längerer Stäbchen auf, welche an ihrem Ende mit einer feinen knopfartigen Anschwellung versehen sind. Fig. 61 und 67 zeigen dies besonders deutlich, da hier die Einsenkung nicht mit imprägnirt ist. Die Zahl dieser Stäbchen beträgt ungefähr 8—16. Die kürzeren erreichen mit ihrem freien Ende gerade den Boden der Einsenkung, während die längeren diese etwas weiter nach aussen zu von allen Seiten umklammern und deren Wand dicht angelagert erscheinen. An der Vereinigungsstelle dieser Stäbchen geht ein dicker Fortsatz in die Tiefe, um in eine spindlige Zelle überzugehen. Diese Zellen liegen in der sogen. Subcuticularschicht, ungefähr in der halben Entfernung des Nervenplexus von der Cuticula. Die Zellen, welche besonders in Fig. 62 und 63 gut imprägnirt sind, haben eine Länge von ca.  $15\ \mu$ , während sie  $5\ \mu$  breit sind. In Fig. 62 ist in beiden Zellen ein ovaler Kern deutlich zu erkennen. Die Zellen und ihre Verbindungsstücke mit den Körbchen zeigen meist unregelmässige Anhängsel in Form von spitz auslaufenden Fortsätzen und Verdickungen. In zwei Fällen, Fig. 63 und 65, ist die Verbindung zwischen Zelle und Körbchen eine doppelte, indem neben der starken Faser eine bedeutend feinere die Verbindung vermittelt. In seltenen Fällen beobachtete ich sogar Zellen mit zwei Körbchen, welche dann mit zwei neben einander liegenden oder mit einer gablig getheilten Cuticulareinsenkung zusammenhängen. Ich habe dies in Fig. 63 und 66 wieder-

gegeben. Es theilt sich dazu der Zellfortsatz unter der Cuticula in zwei gleich starke Theile, denen dann je ein Körbchen aufsitzt.

In Fig. 64 und 66 sind die Zellen nicht imprägnirt. In Bezug auf die Vertheilung über die Körperoberfläche kann ich angeben, dass sie nirgends in besonderer Menge zusammen angeordnet erscheinen und auf Schnitten aus allen Körpergegenden angetroffen wurden. Ich fand sie bei *Ligula monogramma* und *digramma*, sonst bei keinem der andern Cestoden wieder, doch ich will deshalb keinen Schluss auf ihr Vorhandensein machen, da sie vielleicht hier nicht imprägnirt wurden. Auch bei *Ligula* traf ich sie nur auf einzelnen Präparaten, jedenfalls imprägniren sie sich bedeutend seltener als die Excretionsgefässe und die Sinneszellen.

Die interessante Frage nach der Bedeutung dieser Zellen nebst ihren Körbchen kann ich nur durch eine Vermuthung zu beantworten suchen. Anfangs, als ich diese Zellen vereinzelt antraf, dachte ich es mit einer besondern Art Sinneszellen zu thun zu haben, suchte aber immer vergebens nach einer Nervenfaser.

Wenn nun auch ein negatives Resultat gerade mit der launischen GOLGI'schen Methode nicht allzu viel auf sich hat, so möchte ich doch den Zusammenhang mit Nervenfasern mindestens sehr bezweifeln, denn bei den Sinneszellen war die Verbindung mit dem Nerven eigentlich immer zu sehen. Ausserdem fand ich die Körbchen in der Cuticula an Stellen, in denen rings herum Sinneszellen und freie Nervenendigungen nebst deren Verbindung mit dem Plexus aufs schönste und vollkommenste imprägnirt waren, ohne dass eine Spur von einer Verbindung mit den Körbchenzellen bestand. Weshalb sollte gerade dieser Theil der Imprägnirung verschlossen sein?

Die Beziehungen zu den Cuticulareinstülpungen aber führen mich zu der Annahme, dass wir es hier mit Zellen zu thun haben, welche bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen. Liegen doch die Körbchen nicht nur gelegentlich wie die Sinneszellendbläschen, sondern regelmässig unter den Cuticulareinsenkungen. Das enge Anliegen und allseitige Umklammern der Einstülpung seitens der feinen Stäbchen spricht sehr für diese Auffassung.

Letztere hätten dann die Aufgabe, die in die Einsenkung eindringende Flüssigkeit (also bei *Ligula* die Producte der durch den Parasitismus in der Leibeshöhle erzeugten Peritonitis) zu resorbiren und durch das Verbindungsstück der Zelle zuzuführen, welche es ihrerseits durch die vielen Ausläufer und Anhängsel an die Grundsubstanz des Körpers weiter abgibt.

Doch um mich hier nicht weiter in Hypothesen zu verlieren, wollte ich diese Erklärung nur andeuten, da sie mir, bis wir nähern Aufschluss über diese räthselhaften Gebilde erhalten, vorläufig als die plausibelste erscheint.

### Schlussbetrachtung.

Wenn es mir, wie ich bereits in der Einleitung bemerkte, aus persönlichen Umständen nicht möglich war, meine Untersuchung ausser auf die besprochenen Organe auch noch auf die Cuticula und Subcuticula auszudehnen, so will ich doch wenigstens die Befunde angeben, welche ich auf diesem Gebiet machen konnte. Ausserdem dürften sich aus vorstehenden Angaben schon wichtige Folgerungen für die Frage nach der Bedeutung der Subcuticula ergeben.

Nächst dem Parenchym ist jedenfalls die Subcuticula der Cestoden nicht minder häufig Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, ohne dass sich bis heute eine einheitliche Auffassung weder über ihre Structur noch ihre morphologische Bedeutung allgemeine Geltung verschaffen konnte. Bei der Durchmusterung der reichhaltigen Literatur kann man drei verschiedene Ansichten über die Bedeutung der Körperschichten der Cestoden, unvermittelt neben einander stehend, antreffen, welche durch anatomische und entwicklungsgeschichtliche Gründe gestützt werden.

Die sicher am nächsten liegende Auffassung, dass die Subcuticula als ein Epithel unter der Cuticula aufzufassen sei, wird auch von den ältesten Beobachtern getheilt. So stellen SOMMER, LANDOIS, SCHIEFFER-DECKER, STEUDENER, ZOGRAFF, KAHANE und PINTNER die Subcuticularschicht aus spindelförmigen Epithelzellen bestehend dar, welche die Cuticula abgeschieden haben.

Dieser Ansicht widersprechen RINDFLEISCH (3), SCHNEIDER (10), LEUCKART (22), ROBOZ (29) und GRIESBACH (31), welche die Subcuticularschicht der bindegewebigen Grundsubstanz zurechnen und die Cuticula als eine „Basimentmembran“, eine structurlose Grenzschrift des Bindegewebes gegen die Aussenwelt auffassen. Gerade diese Ansicht erfreut sich heute durch die Autorität LEUCKART's der weitesten Verbreitung und Anerkennung.

Die dritte Auffassung, welche besonders von MONTICELLI und BRAUN vertreten wurde, rechnete ebenfalls die Subcuticularschicht zum Parenchym, hielt aber die Cuticula für ein durch Verlust der Kerne und Zellgrenzen zum Syncytium metamorphosirtes Epithel.

Diese Theorie wurde von MONTICELLI auf entwicklungsgeschichtliche Vorgänge zurückgeführt und besonders durch das von einigen Autoren beobachtete Vorkommen von Kernen in der Cuticula aufrecht erhalten.

Nachdem schon von LOOSS und BRANDES die Unhaltbarkeit dieser Theorie nachgewiesen worden war, gelang es auch BLOCHMANN (66) bei *Monostomum mutabile* an dem vermeintlichen Kern in der Cuticula nachzuweisen, dass dies keine Zellkerne, sondern die Endbläschen der peripheren Sinneszellfortsätze sind.

Die Gründe, welche SCHNEIDER und LEUCKART gegen die Epithelnatur der Subcuticula anführen, sind zum Theil aus der Beschaffenheit und dem Verhalten dieser Zellen zum Parenchym, andernteils aber aus der Erwägung abgeleitet, dass diese Zellen von der Cuticula durch eine Muskellage getrennt sind und dass Organe in sie eindringen, die man gewöhnlich nicht innerhalb des Epithelverbandes antrifft.

Dass der Bau der Zellen und ihr Verhalten zur Nachbarschaft oft recht schwer zu ermitteln war und deshalb leicht zu Trugschlüssen Anlass gab, dürfte einmal durch die nicht immer geeignete Conservierung des Untersuchungsmaterials zu erklären sein, andererseits verhalten sich die einzelnen Formen in Bezug auf Grösse und Anordnung der Epithelzellen sehr verschieden. Während beispielsweise bei *Ligula* die Subcuticularzellen relativ klein und ihre Grenzen nicht deutlich von einander zu unterscheiden sind — wozu auch die Einlagerung einer grossen Menge von Kalkkörperchen nicht wenig beiträgt — sind sie bei *Triaenophorus* sehr gross und regelmässig angeordnet. Hier lassen schon gut gefärbte Querschnitte keinen Zweifel aufkommen, dass wir es hier mit einem typischen Epithel zu thun haben. ZOGRAFF (47) bildet diese Zellen auf tab. 13, fig. 2 recht gut ab.

Mir gelang es, an *Triaenophorus* auch einzelne Epithelzellen zu imprägniren, welche ich in Fig. 43—45 wiedergebe. Man erkennt hier leicht, dass wir es mit cylindrischen, scharf begrenzten Zellen zu thun haben, welche neben einander senkrecht zur Cuticula angeordnet sind und einen ovalen Kern besitzen. Gegen das Parenchym sind sie scharf abgesetzt, schicken aber durch die äussern Ring- und Längsmuskeln hindurch feine Fortsätze zur Cuticula, die in Fig. 43, 45 sehr deutlich hervortreten, während in Fig. 44 der Chromsilberniederschlag die Zwischenräume dieser Fortsätze gleichmässig erfüllt hat.

Auf Grund dieser Beobachtung wie aus nachstehenden Gründen schliesse ich mich der Epithelauffassung der Subcuticula von BLOCHMANN (66) in allen Punkten an.

Ich habe niemals, weder bei *Ligula* noch *Triaenophorus* eine Verbindung zwischen Parenchym und Epithelzellen gesehen. Selbst wenn eine solche Verbindung bei irgend einem Cestoden nachgewiesen werden sollte, so wäre es noch lange nicht ein Beweis gegen die Epithelnatur, da selbst bei Vertebraten ein Zusammenhang zwischen Epithel- und Bindegewebe von SCHUBERG (66) nachgewiesen wurde. Das Fehlen einer Grenzmembran zwischen Epithel und Parenchym dürfte auch nicht gegen meine Behauptung angeführt werden, denn auch dieses Verhalten finden wir an zweifellosen Epithelien wieder. RETZIUS (51) stellte z. B. bei den Epithelzellen von *Arion* das Fehlen einer Grenzmembran gegen das „spongiöse Fachwerk“ fest, in welches die Zellen sogar mit Fortsätzen hineinragen.

Die andern Einwände, welche gegen unsere Auffassung geltend gemacht werden, wie die Einlagerung mesodermaler Gebilde in die Subcuticula — ich denke hauptsächlich an die äussern Ring- und Längsmuskeln, welche die Cuticula vom Epithel trennen sollten — dürften jetzt erst recht nicht mehr von Belang sein. Denn einmal sehen wir die Epithelzellen von *Triaenophorus* mit ihren Ausläufern durch diese Muskelfasern hindurch mit der Cuticula in Verbindung bleiben, und vor allem finden wir die Bildungszellen für diese Muskelfasern, die SOMMER-LANDOIS'schen Zellen in der Tiefe, unter dem Epithel liegen. Offenbar ist hier das Eindringen der Fasern ein secundärer Vorgang, welchen wir auch bei zahlreichen andern Vertretern der Evertibraten antreffen. Ich erinnere nur an die Haut der Oligochäten, Hirudineen, Mollusken und Arthropoden, wo wir Muskelfasern und Blutgefässe in das Epithel eingedrungen finden. Dass auch Leukocyten das Epithel durchwandern, ist allbekannt. Mit dieser Auffassung stimmt auch die Beobachtung LANG's (26) überein, welcher einzellige Drüsen unter der Cuticula der Cestoden fand, welche bekanntlich auch immer an ein Epithel gebunden sind.

Doch nicht nur diese Gründe, welche wir aus dem Bau und der regelmässigen Anordnung der Epithelzellen herleiten, drängen uns zu der richtigen Auffassung, sondern ebenso das Verhalten des peripheren Nervensystems. Genau so wie wir es bei den Würmern, Arthropoden und Mollusken antrafen, finden wir bei unsern Thieren unter dem Epithel specifische Sinneszellen, einen subepithelialen Nervenplexus und zahlreiche frei zwischen den Epithelzellen endigende Nervenfasern (Endbäumchen).

Die aus der Embryonalentwicklung abgeleitete Behauptung, dass die bewimperten Embryonen im Lauf der Entwicklung ihr Wimper-

kleid und mit diesem zusammen das Ectoderm abwerfen, wurde bereits von ZOGRAFF (50) bestritten, denn er fand bei der Entwicklung von *Triacnophorus*, „dass, nachdem der wimpernde Embryo seine äussere Hülle abgeworfen hat, auf dem ausschlüpfenden Ghakigen Embryo eine Zellenlage bleibt, die mit dem Wimperkleid durch besondere plasmatische Fäden vereinigt war. Es ist daher die Meinung unbegründet, dass der Embryo mit dem Abwerfen des Wimperkleides auch das ganze Ectoderm abwirft“.

Aus diesen Thatsachen und Beweisgründen ergibt sich also die wichtige Folgerung: Die Subcuticularschicht der Cestoden ist das Epithel dieser Thiere, die Cuticula aber eine wahre Cuticula und nicht ein zum Syncytium metamorphosirtes Epithel.

Indem ich meine Arbeit hier abschliesse, stelle ich die Resultate derselben nochmals kurz zusammen:

### Resumé.

1) Das Parenchym der Cestoden besteht aus vielfach verzweigten Bindegewebszellen, deren protoplasmatische Ausläufer unter sich und mit denen benachbarter Zellen in Verbindung treten. Diese Zellfortsätze sind von einer Scheide der von ihnen abgeschiedenen Zwischensubstanz umgeben und bilden so ein den ganzen Körper durchsetzendes Maschenwerk von feinen Lamellen und Fibrillen, welches dem Gewebe die reticuläre Structur verleiht. Diese Lamellen gewähren den Parenchymmuskeln die nöthige Stütze, indem sie ihnen fest anliegen und sie auf ihrem ganzen Verlauf begleiten. Ausser diesen verzweigten Zellen und der die Ausläufer dieser Zellen umhüllenden Zwischensubstanz finden sich in dem Maschenwerk keine andern, dem Parenchym angehörenden Zellelemente. Die Hohlräume der Maschen sind mit einer homogenen unfärbbaren Flüssigkeit erfüllt.

2) Die Cestoden besitzen ein wahres Epithel (die Subcuticularzellen der Autoren), als dessen Product die Cuticula aufzufassen ist.

3) Die Muskeln der Cestoden bestehen alle aus Muskelzellen, welche auf die nematoide Grundform zurückzuführen sind. Die Zellen liegen den Fasern zum Theil unmittelbar an, zum Theil sind sie nur durch plasmatische Ausläufer mit ihnen verbunden (SOMMER-LANDOISsche Zellen). Die Innervirung der Muskeln geschieht theils durch die Myoblasten, theils direct an der contractilen Substanz.

4) Das Excretionsgefässsystem von *Ligula* setzt sich aus einem innern und äussern Gefässplexus zusammen, welche im Vorderende in

einander übergehen und auf ihrem Verlauf durch zahlreiche Capillaren verbunden sind. Ein andrer Theil der Capillaren steht mit Wimpertrichtern in Verbindung. An den Seitenrändern und auf der Endspitze mündet der äussere Gefäßplexus wiederholt durch Seitengefässe aus.

5) Das Nervensystem der Cestoden besteht aus einem centralen und peripheren Theil.

Als Centralorgane sind die Längsstämme nebst der Gehirncommissur aufzufassen. Sie sind bei *Ligula* von einer eigenen Hülle umgeben, besitzen zahlreiche Ganglienzellen und wurzelförmig entspringende Seitennerven. Die Längsstämme der Cestoden sind den Seitennerven der Nemertinen (BÜRGER, 68) und dem Bauchmark der Anneliden homolog.

Das periphere Nervensystem besteht aus sensiblen und motorischen Fasern und einem subepithelialen Nervenplexus. Der sensible Theil besteht aus specifischen Sinneszellen unter dem Epithel, deren centrale Fortsätze frei in den Längsstämmen endigen und deren periphere Fortsätze mit Endbläschen in der Cuticula in Verbindung stehen; ferner aus frei im Epithel endigenden Endbäumchen, deren Ganglienzellen zum Theil im subepithelialen Plexus, zum Theil aber in der Tiefe liegen.

Der motorische Theil des Nervensystems besteht aus den Muskelnerven, welche theils aus den Längsstämmen kommend, direct in die Muskeln gehen, theils aus dem Plexus stammen. Der Plexus ist mit den Längsstämmen durch zahlreiche Nervenfasern verbunden, in deren Verlauf bipolare Ganglienzellen eingeschaltet sind.

6) In der Cuticula von *Ligula* liegen unter den Einsenkungen dieser verästelte Zellen, deren Endfortsätze die Einsenkungen körbchenartig umklammern. Sie stehen vielleicht im Dienste der Nahrungsaufnahme.

Rostock, im Januar 1895.

---

### Verzeichniss der citirten und benutzten Literatur.

(Die mit einem Stern bezeichneten Aufsätze waren mir leider nicht zugänglich.)

- 1) PLATNER, Beobachtungen am Darmcanal der *Taenia solium*, in: MÜLLER'S Archiv f. Anat. Physiol., 1838.
- 2) BLANCHARD, E., Recherches sur l'organisation des vers, in: Ann. Sc. Nat. Zool., (3. sér.) V. 7 u. 10, 1847, 1848.
- 3) WAGENER, G. R., Die Entwicklung der Cestoden, in: Verhdlgn. Leop. Carol. Acad. Naturf., V. 24, Suppl., Breslau 1854.
- 4) LEUCKART, RUD., Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der *Cysticercus*leber. Giessen 1856.
- 5) STIEDA, L., Ein Beitrag zur Anatomie des *Bothriocephalus latus*, in: Arch. Anat. Physiol., 1864.
- 6) RINDFLEISCH, E., Zur Histologie der Cestoden, in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 1, 1865.
- 7) FEUEREISEN, J., Beitrag zur Kenntniss der Taenien, in: Z. wiss. Zool., V. 18, 1868.
- 8) SOMMER, F., und LANDOIS, L., Ueber den Bau der geschlechtsreifen Glieder von *Bothriocephalus latus* BREMS., in: Z. wiss. Zool., V. 22, 1872.
- 9) NITSCH, H., Untersuchungen über den Bau der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 23, 1873.
- 10) SCHNEIDER, A., Untersuchungen über Plathyhelminthen, in: 14. Jahresber. Oberhess. Ges. Natur- und Heilkunde, 1873 — auch separat, Giessen 1873.
- 11) SALENSKY, W., Ueber den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina, in: Z. wiss. Zool., V. 24, 1874.
- 12) SCHIEFFERDECKER, P., Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Taenien, in: Jena. Z. Naturw., V. 8, 1874.
- 13) SOMMER, F., Ueber den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der *Taenia mediocanellata* KCHM. und *T. solium* L., in: Z. wiss. Zool., V. 24, 1874.

- 14) DUCHAMP, G., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Ligules, in: Journ. Zool., V. 5, 1876 — auch separat, Paris 1876.
- 15) BLUMBERG, C., Ein Beitrag zur Anatomie der Taenia plicata, T. perfoliata und T. mamillata, in: Arch. wiss. u. prakt. Thierhkd., hrsg. von GERLACH, V. 3, 1877.
- 16) DONNADIEU, A. L., Contribution à l'histoire de la Ligule, in: Journ. Anat. Physiol., 1877.
- 17) ZOGRAFF, N., Der Bau von Triaenophorus nodulosus, Ref. in: Z. wiss. Zool., V. 28, 1877.
- 18) STEUDENER, F., Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden, in: Abh. Naturf. Ges. Halle, V. 13, 1877.
- 19) HOEK, P. P. C., Ueber den encystirten Scolex von Tetrarhynchus, in: Niederländ. Arch. Zool., V. 5, 1879.
- 20) FRAIPONT, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes, in: Arch. Biol., V. 1, 1880, V. 2, 1882.
- 21) KAHANE, Z., Anatomie von Taenia perfoliata G., als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 34, 1880.
- 22) LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 2. Aufl., V. 1, Leipzig 1881.
- 23) PINTNER, TH., Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 3, 1881.
- 24) RIEHM, G., Studien an Cestoden, in: Z. ges. Naturw. Halle, V. 54, 1881 — auch separat: In.-Diss., Halle 1881.
- 25) MONIEZ, R., Mémoire sur les Cestodes, in: Travaux Inst. Zool. Lille, V. 3, 1881.
- 26) LANG, A., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. III. Das Nervensystem der Cestoden im Allgemeinen und dasjenige der Tetrarhynchen im Besonderen, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 2, 1881.
- 27) LUSTIG, A., Ueber die Nervenendigung in den glatten Muskelfasern, in: Sitzgsber. Acad. Wiss. Wien, V. 83, 1881.
- 28) RIEHM, G., Fütterungsversuche mit Ligula simplicissima, in: Z. ges. Naturw. Halle, V. 55, 1882.
- 29) v. ROBOZ, Z., Beiträge zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 37, 1882.
- 30) KIESSLING, FR., Ueber den Bau von Schistocephalus dimorphus und Ligula simplic. RUD., in: Arch. Naturg., Jahrg. 48, V. 1, 1882 — auch separat, In.-Diss., Leipzig 1882.
- 31) GRIESBACH, H., Bindesubstanz und Cölom bei Cestoden, in: Biol. Ctrbl., V. 3, 1883/84.
- 32) GRIESBACH, H., Ueber das Nervensystem von Solenophorus megalcephalus. Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cestoden, in: Arch. Mikr. Anat., V. 22, 1883, p. 365—368 u. p. 525—584.
- 33) HAMANN, O., Taenia lineata GOEZE, eine Tänie mit flächenständigen Geschlechtsöffnungen, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885.
- 34) NIEMIEC, J., Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 7, Wien 1886.

- 35) ZSCHOKKE, F., Studien über den anatomischen und histologischen Bau der Cestoden. Vorlf. Mittheil., in: Ctrbl. Bakt. u. Parasitenkd., V. 1, Jena 1887.
- 36) SCHMIDT, F., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888 — separat, In.-Diss., Rostock 1888.
- 37) ZSCHOKKE, F., Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, Genève 1888, in: Mém. Inst. Nation. Genevois, V. 17, 1886—1889.
- 38) PINTNER, P., Neue Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 8, 1889.
- 39) ZOGRAFF, N. J., Zur Frage über die Existenz ectodermatischer Hüllen bei erwachsenen Cestoden, in: Biol. Ctrbl., V. 10, 1890/91.
- \*40) CRETY, C., Ricerche anatomiche ed istologiche sul genere Solenophorus CREPL., in: Atti Accd. Lincei, Mem., (Ser. 4) V. 6, 1890.
- \*41) LINTON, E., On two species of larval Dibothria from the Yellowstone National Park, in: Bull. U. S. Fish Commiss., V. 9, 1891, p. 65—79, with 3 pl.
- \*42) LINTON, E., A contribution to the life-history of Dibothrium cordiceps LEIDY, *ibid.*, Vol. 9, 1891, p. 331—358, with 3 pl.
- 43) LÖNNBERG, E., Anatomische Studien über skandinavische Cestoden, in: Kgl. Vetensk.-Akad. Handl., V. 24, No. 6, Stockholm 1891.
- 44) MONTICELLI, FR. S., e CRETY, C., Ricerche intorno alla sottofamiglia Solenophorinae MONTIC., CRETY, in: Mem. R. Accad. Sc. Torino, (Ser. 2) V. 41, 1891, p. 381—402, c. 1 tav.
- 45) KRÄMER, A., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süsswasserfische, in: Z. wiss. Zool., V. 53, 1892.
- 46) RIEHM, G., Ueber die excretorischen Canäle von Schistocephalus dimorphus, in: Z. ges. Naturw. Halle, V. 65, 1892.
- 47) ZOGRAFF, N., Les Cestodes offrent-ils des tissus d'origine ectodermique? in: Arch. Zool. expér. et gén., (Sér. 2) V. 10, 1892.
- 48) LÖNNBERG, E., Anatomische Studien über skandinavische Cestoden, 2., in: Kgl. Vetensk.-Akad. Handl., V. 24, No. 16, Stockholm 1892.
- 49) MONTICELLI, FR. S., Sulla cosiddetta subcuticola dei Cestodi, in: Rend. R. Accad. Sc. Fis. e Matem. Napoli, Ann. 31, 1892.
- 50) ZOGRAFF, N., Note sur la myologie des Cestodes, in: Congr. Internat. Zool., 2. sess. Moscou 1892, 2. partie, Moscou 1893.
- 51) RETZIUS, G., Das Nervensystem der Lumbricinen, in: Biol. Unters., (Neue Folge) V. 3, 1892.
- 52) RETZIUS, G., Das sensible Nervensystem der Polychäten und Mollusken, *ibid.*, V. 4, Stockholm 1892.
- 53) v. LENHOSSÉK, M., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus, in: Arch. Mikr. Anat., V. 39, 1892.
- 54) BLOCHMANN, F., Ueber SOMMER's sog. „plasmatische Längsgefässe“ bei Taenia saginata G. und Taenia solium L., in: Ctrbl. Bakt. u. Parasitenkd., V. 12, 1893.

- 55) STILES, C. W., Bemerkungen über Parasiten. 17. Ueber die topographische Anatomie des Gefäßsystems in der Familie Taeniadae, *ibid.*, V. 13, 1893
  - 56) WILL, H., Anatomie von *Caryophyllaeus mutabilis* RUD., ein Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 56, 1893 — auch separat, In.-Diss., Rostock 1893.
  - 57) PINTNER, TH., Studien an Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an andern Bandwürmern, in: *Stzgsber. Acad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl.*, V. 102, 1. Nov. 1893.
  - 58) SAMASSA, P., Ueber die Nerven des augentragenden Fühlers von *Helix pomatia*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 7, Abth. f. Morph., 1893.
  - 59) LOOSS, A., Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden, in: *Ber. Sächs. Ges. Wiss., Mathem.-physik.-Classe*, 9. Jan. 1893.
  - 60) ROHDE, E., Muskel und Nerv, in: *Zool. Beiträge*, V. 3, p. 69—98.
  - 61) KÖHLER, E., Der Klappenapparat in den Excretionsgefäßen der Taenien, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 57, 1894.
  - 62) SMIRNOW, A., Ueber freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms, *Vorlfg. Mittheil.*, in: *Anat. Anz.*, V. 9, No. 18, 1894.
  - 63) LANGDON, FANNY E., The sense organs of *Lumbricus agricola* HOFFM., Preliminary Notice, in: *Anat. Anz.*, V. 10, No. 3. 4, 1894.
  - 64) HESSE, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 58, 1894.
  - 65) VOM RATH, O., Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilber-Methode, in: *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B.*, V. 9, Heft 2, 1894.
  - 66) BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 15, No. 1, 1. Jan. 1895.
  - 67) BRAUN, M., Würmer, in: *BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs*, V. 4, 31.—37. Lieferung.
  - 68) BÜRGER, O., Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 50.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind in ihren Contouren mit einem ABBÉ'schen Zeichenapparat entworfen und dann weiter ausgeführt worden. Die Figg. 6, 46, 69 a, b, 70 a, b, 71 a—d sind von Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN gezeichnet. Wenn nichts Anderes bemerkt, beziehen sich die Abbildungen auf GOLGI'sche Präparate.

Die Figg. 2—4, 7—13 a, 14—17, 22—24, 29—34, 39—41, 47—50, 59—60, 72 sind bei der angegebenen Vergrösserung gezeichnet und bei der Reproduction um  $\frac{1}{3}$  verkleinert.

#### Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

<i>A. G. Plex.</i> äusserer Gefässplexus,	<i>Kb.</i> Körbchen,
<i>A. R. M.</i> äussere Ringmuskeln,	<i>Kk.</i> Kalkkörperchen,
<i>Cap.</i> Capillargefässe,	<i>Kz.</i> Körbchenzelle,
<i>C. Esk.</i> Cuticula-Einsenkung,	<i>L. M.</i> Längsmuskel,
<i>Cu.</i> Cuticula,	<i>L. N.</i> Längsnervenstamm,
<i>Do.</i> Dotterstock,	<i>Mk.</i> Muskelfaser,
<i>D. V. M.</i> Dorsoventralmuskel,	<i>My.</i> Myoblast,
<i>E. B.</i> Endbäumchen,	<i>N.</i> Nerv,
<i>E. Bl.</i> Endbläschen d. Sinnes-	<i>Ns.</i> Niederschlag,
zellfortsätze in Cuticula,	<i>Plex.</i> Plexus,
<i>Ex.</i> Excretionsgefässe,	<i>P. Z.</i> Parenchymzelle,
<i>Gz.</i> Ganglienzelle,	<i>Sc.</i> Subcuticula,
<i>Ho.</i> Hodenbläschen,	<i>S. L. Z.</i> SOMMER-LANDOIS'sche
<i>Hz.</i> Hüllzellen der Längs-	Zellen,
nervenstämmе,	<i>S. N.</i> Seitennerv,
<i>I. G. Plex.</i> innerer Gefässplexus,	<i>S. Z.</i> Sinneszelle,
<i>I. L. M.</i> innerer Längsmuskel,	<i>T. M.</i> Transversalmuskel,
<i>K.</i> Kern,	<i>Wpt.</i> Wimpertrichter.

## Tafel 8.

Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch die Randpartie der dorsalen Seite von *Ligula*. Insertion der Mm. dorsoventrales an der Cuticula. Ein Theil des Nervenplexus und der Sinneszellen imprägnirt. 350:1.

Figg. 2 u. 3. Theile eines Querschnitts durch die Randpartie der ventralen Seite von *Ligula*. Insertion je einer dorsoventralen Muskelfaser in der untersten Schicht der Cuticula. 350:1.

Fig. 4. Dasselbe von *Schistocephalus dimorph*. 550:1.

Fig. 5. Querschnitt durch den Seitenrand von *Ligula*. Verlauf und Insertion der dorsoventralen Muskeln. 100:1.

Fig. 6. Theil eines Querschnittes durch die Cuticula und das Epithel von *Ligula*. Die Myoblasten der äussern Ring- und Längsmuskeln (SOMMER-LANDOIS'sche Zellen) imprägnirt nebst deren Verbindung mit dem subepithelialen Nervenplexus.

Figg. 7 u. 8. Dasselbe. Die Verbindung der Sinneszelle in Fig. 8 mit einem Myoblasten cf. Text S. 127. 350:1.

Fig. 9. Zwei Transversalmuskeln von *Ligula*, welche vermittelt ihrer Myoblasten innervirt werden. 145:1.

Fig. 10. Dorsoventralmuskel von *Ligula* wird von einer aus dem Längsnerven *L.N.* kommenden Nervenfaser innervirt. 350:1.

## Tafel 9.

Fig. 11. Zwei Transversalmuskeln von *Ligula* (*Mk*) werden von zwei zwischen ihnen verlaufenden Nervenstämmen aus innervirt. 235:1.

Fig. 12. Theil eines Querschnitts durch einen Längsnerven von *Ligula*. Aus dem Längsnerven gehen seitliche Nerven ab, von denen einer die imprägnirte Transversalmuskelfaser innervirt. 235:1.

Fig. 13 a. Vier Dorsoventralmuskeln von *Ligula* werden theils durch, theils ohne Vermittlung ihrer Myoblasten innervirt. 350:1.

Fig. 13 b. Zwei Dorsoventralmuskeln mit ihren Myoblasten von *Schistocephalus*. 550:1.

Figg. 14 u. 15. Zwei Transversalmuskeln von *Ligula* mit ihren Nerven. Fig. 14 350:1, Fig. 15 235:1.

Fig. 16. Theil eines Querschnittes durch die Mittelschicht von *Ligula*. Vier Parenchymzellen nebst ihren Ausläufern imprägnirt. Die Ausläufer dieser Zellen begleiten die Muskelfasern und dringen in die querdurchschnittenen Längsmuskelbündel (*L.M.*) ein. Eine Transversalmuskelfaser imprägnirt (*T.M.*). Der quer durchschnittenene Längsnerv ist mit einem Chromsilberniederschlag bedeckt. *N.* zwei abgehende Nervenfasern. 235:1.

Fig. 17. Eine einzelne Parenchymzelle aus einem Querschnitt durch *Ligula*, ihre Beziehung zu den Transversal- und Dorsoventralmuskeln. 350:1.

Fig. 18. Eine Parenchymzelle aus einem Querschnitt von *Ligula*. Ihre Ausläufer umspinnen die Parenchymmuskeln. 350:1.

Fig. 19. Eine reich verzweigte Parenchymzelle aus einem Querschnitt von *Ligula*. Die Ausläufer dringen in die Längsmuskelbündel

(*L.M.*) ein und begleiten die Transversalmuskeln (*T.M.*) in dichten Zügen. *N.* sind zwei Nervenfasern, welche das Gesichtsfeld quer durchziehen; sie waren bis in den Längsnerv einerseits und bis zum Plexus andererseits zu verfolgen. 350:1.

Fig. 20. Theil eines Querschnittes durch die Mittelschicht von *Ligula*. Einzelne Dorsoventralmuskeln nebst Myoblasten, zwischen ihnen zwei Parenchymzellen mit Kernen und deren Ausläufer. Orange G-Hämatoxylin.  $\frac{1}{18}$  Oelimm. Oc. 2.

### Tafel 10.

Fig. 21. Theil eines Flächenschnittes durch die Mittelschicht von *Ligula*, zwei Parenchymzellen und deren Ausläufer an die quer durchgeschnittenen Dorsoventralmuskeln gehend. *R.* Rindenschicht, *M.* Markschicht der Muskelfasern. Orange G-Hämatoxylin.  $\frac{1}{18}$  Oelimm. Oc. 2.

Fig. 22. Querschnitt durch die Randpartie von *Ligula*. Man sieht die vom inneren Gefäßplexus kommenden Capillaren (*Cap.*) in den äusseren Gefäßplexus (*A.G.Plex.*) einmünden. 235:1.

Fig. 23 u. 24. Querschnitt durch die Randpartie von *Ligula*. Ein Ast des äusseren Gefäßplexus mit den parallelen Längsfasern in der Gefäßwand. 145:1.

Fig. 25. Ein Stück eines Gefäßes des inneren Gefäßplexus von *Ligula* aus einem Flächenschnitt. Die Fasern in der Gefäßwand gehen auf die vom Hauptgefäß abgehende Anastomose über. 145:1.

Fig. 26. Querschnitt durch den einen Seitenrand von *Ligula*. Der äussere Gefäßplexus und eine glockenförmige blinde Ausbuchtung desselben gegen die Cuticula. 145:1.

Fig. 27 u. 28. Dasselbe. In Fig. 28 ist der blinde Gefäßast gablig getheilt. 145:1.

Fig. 29. Theil eines Flächenschnittes von *Ligula*. Der äussere Gefäßplexus vollständig imprägnirt. 70:1.

Fig. 30. Die Hälfte eines Querschnittes durch die Mittelschicht von *Ligula*. Die Stämme des inneren Gefäßplexus und deren Anastomosen imprägnirt, sowie die abgehenden Büschel der Capillaren. 145:1.

Fig. 31. Theil eines Querschnitts durch den Seitenrand von *Ligula*. Der äussere Plexus nebst einer Oeffnung desselben nach aussen imprägnirt. 145:1.

Fig. 32. Dasselbe nach einem Injectionspräparat. 145:1.

### Tafel 11.

Fig. 33. Querschnitt durch den Seitenrand von *Ligula*. Die von dem äussersten Längsgefäß des inneren Gefäßplexus zum äussern Plexus abgehenden Capillaren umgreifen den Längsnerv (*L.N.*) und breiten sich dann nach allen Seiten gegen die Oberfläche aus. Sie gehen zum Theil in den äussern Plexus über. *S.Z.* Sinneszellen. *E.B.* Endbäumchen einer freien Nervenendigung. 70:1.

Fig. 34. Totalpräparat vom Hinterende von *Ligula*. Die Gefässe des äusseren Plexus mit Berlinerblau injicirt. Seitlich und auf der Endspitze sind Seitenöffnungen des Gefäßplexus zu sehen.

Fig. 35. Theil eines Querschnittes durch die Randpartie von *Ligula*. Der äussere Gefässplexus nebst Wimpertrichtern und deren Capillaren imprägnirt. Die Transversal- und innern Längsmuskeln zum Theil eingetragen. *S.Z.* Sinneszellen. *Kk.* imprägnirte Kalkkörperchen. 175:1.

## Tafel 12.

Fig. 36. Theil eines Querschnittes durch die Randpartie von *Ligula*. Der subepitheliale Nervenplexus, Ganglienzellen, welche frei endenden Nerven den Ursprung geben, und Sinneszellen sind imprägnirt. 350:1.

Fig. 37. Theil eines Querschnittes durch die Randpartie von *Ligula*. Der subepitheliale Nervenplexus und zahlreiche Sinneszellen. *Sc.* Subcuticula. *Do.* Dotterstücke. *I. L. M.* Innere Längsmuskeln. *D. V. M.* Dorsoventralmuskelfaser. 235:1.

Fig. 38 a, b, c. Einzelne Sinneszellen aus Querschnitten durch die Cuticula und das Epithel von *Ligula*. 38 a. Verbindung des Zellkörpers mit dem Plexus. 38 b. Vom Zellkörper geht eine feine, frei endende Faser ab. 38 c. Vom peripheren Sinneszellfortsatz gehen zwei feine Faser ab, die frei enden. 350:1.

Fig. 39. Theil eines Querschnittes durch die Cuticula und Epithelschicht von *Ligula*. Freie Nervenendigungen solcher Nerven, die nicht aus Ganglienzellen des Plexus stammen, sondern bis in die Tiefe zu verfolgen waren. 550:1.

Fig. 39 a. Theil eines Querschnittes durch die Cuticula und die Epithelschicht von *Ligula*. Zwei Ganglienzellen des Plexus mit ihren zahlreichen Endbäumchen unter der Cuticula. Letztere ist hier zum Theil zerrissen und an der Unterlage abgehoben. 350:1.

Fig. 40. Theil eines Querschnittes durch die Epithelschicht von *Ligula*. Der subepitheliale Nervenplexus und zwei Sinneszellen imprägnirt. Vom peripheren Fortsatz der einen gehen zwei Fasern ab, von denen die eine frei endet, die andere in den Plexus übergeht. 350:1.

Fig. 41. Die Hälfte eines Querschnittes durch *Triaenophorus*. Zwei Sinneszellen, deren centrale Fortsätze in den Längsnerv gehen. *Ex.* Excretionsgefässe. *L. N.* Längsnerv. 235:1.

Fig. 42. Theil eines Querschnittes durch den Seitenrand von *Ligula*, dicht vor dem Hinterende. Zwei Ganglienzellen, welche frei endenden Nervenfasern den Ursprung geben, liegen nicht in der Zone des subepithelialen Plexus, sondern sind bis in die innern Längsmuskeln in die Tiefe gerückt. *Ex.* Excretionsgefäss. 350:1.

Fig. 43 u. 45. Einzelne Epithelzellen aus Querschnitten durch *Triaenophorus*. Die Zellen sind nicht ganz durch das Chromsilber geschwärzt. Sie besitzen einen Kern und feine Ausläufer gegen die Cuticula. 550:1.

Fig. 44. Dasselbe, hier sind die Epithelzellen gänzlich imprägnirt. Der Chromsilberniederschlag füllt hier die Zwischenräume zwischen den Zellausläufern gegen die Cuticula aus. *S. Z.* Sinneszelle. 550:1.

Fig. 46. Kleiner Theil eines Längsschnittes durch die Cuticula von *Ligula*. Die Endbläschen der Sinneszellfortsätze (*E. Bl.*). *Cu.* Cuticula.

*Cu*<sub>1</sub> äussere Schicht derselben. Orange G-Hämatoxylin.  $\frac{1}{18}$  Oelimm. Oc. 4.

## Tafel 13.

Fig. 47. Theil eines Längsschnittes durch den Längsnerv von *Ligula*. Die wurzeltörmig entspringenden Seitennerven imprägnirt. Der dicke schwarze Balken ist dadurch entstanden, dass hier das Chromsilber zwischen mehreren Längsnervenfasern ausgefallen.  $\frac{1}{12}$  Imm. Oc. 2.

Fig. 48. Theil eines Längsschnittes durch den Längsnerv von *Ligula*. Drei Seitennerven und deren Auflösung im Centralorgan.  $\frac{1}{12}$  Imm. Oc. 2.

Fig. 49. Theil eines Längsschnitts durch den Längsnerv von *Ligula*. Eine Ganglienzelle mit ihren Ausläufern imprägnirt. N.S. Chromsilber-niederschlag zwischen mehreren Nervenfasern.  $\frac{1}{12}$  Imm. Oc. 2.

Fig. 50. Theil eines Längsschnitts durch den Längsnerv von *Ligula*. Eine bipolare Ganglienzelle *G.Z.I.*, deren Ausläufer im Längsnerv verlaufen, ist imprägnirt, sowie einzelne Längsnervenfasern. Eine ausserhalb der Längsnerven liegende multipolare Ganglienzelle *G.Z.III.* sendet ihre fein verzweigten Ausläufer ins Centralorgan. Eine grosse bipolare Ganglienzelle (*G.Z.II.*) sendet einen Fortsatz in den Körper, einen ins Centralorgan.  $\frac{1}{12}$  Imm. Oc. 2.

Fig. 51. Theil eines Querschnitts durch *Ligula*. Verbindungsnerven zwischen Plexus und Längsstamm imprägnirt; ihnen schliessen sich die centralen Fortsätze der Sinneszellen an. P.Z. Parenchymzellen. 145:1.

Fig. 52. Querschnitt durch den Längsnerv von *Ligula*. Ausserhalb desselben liegen drei bipolare Ganglienzellen. Man sieht einen Seitennerv abgehen. Orange G-Hämatoxylin.  $\frac{1}{18}$  Oelimm. Oc. 2.

Fig. 53. Theil eines Sagittalschnitts durch den Längsnerv von *Ligula*. Man sieht einen Seitennerv abgehen und zwei grosse bipolare Ganglienzellen im Längsnerv.

Fig. 54. Theil eines Flächenschnitts durch den Längsnerv von *Ligula*. In ihm zwei grosse, dicht neben einander liegende bipolare Ganglienzellen. Beide Figuren nach einem Orange-G-Hämatoxylin-Präparat.  $\frac{1}{18}$  Oel-Imm. Oc. 2.

Figg. 55 u. 56. Zwei Querschnitte durch die Längsnerven von *Ligula*. Die Hüllzellen zum Theil imprägnirt. 235:1.

Fig. 57 u. 58. Zwei Hüllzellen von *Ligula* von der Fläche gesehen. In Fig. 57 sind einzelne Nervenfasern imprägnirt. 235:1.

## Tafel 14.

Fig. 59. Querschnitt durch den Längsnerv von *Ligula*. Eine multipolare Ganglienzelle, deren Ausläufer sich im Centralorgan auflösen, imprägnirt. 350:1.

Fig. 60. Querschnitt durch den Längsnerv von *Ligula* mit zahlreichen abgehenden Seitennerven. 235:1.

Figg. 61—67. Körbchenzellen aus Querschnitten durch die Cuticula und die Epithelschicht von *Ligula*. In Fig. 61 u. 67 ist die Cuticular-einsenkung nicht imprägnirt. In Fig. 61 ist ausser der Körbchenzelle ein Endbläschen einer Sinneszelle sehr deutlich und ein Wimpertrichter des Excretionssystems imprägnirt. In Fig. 63 u. 66 sind die Fortsätze der Körbchenzellen gelblich gespalten und tragen jede ein Körbchen. 550:1.

### Tafel 15.

Fig. 68. Theil eines Querschnitts durch *Triaenophorus*. Sinneszellen mit ihren varikösen peripheren Fortsätzen. Nach einem Methylenblaupräparat gezeichnet, welches mit Ammon. picronitric. fixirt war.  $\frac{1}{12}$  Oel-Imm. Oc. 2.

Fig. 69 a, b. Sinneszellen vom Halstheil von *Taenia serrata*, nach lebenden Methylenblauobjecten gezeichnet. 69 a. Von der Fläche gesehen. 69 b. Im optischen Längsschnitt.

Fig. 70 a, b. SOMMER-LANDOIS'sche Zellen vom Scolex von *Taenia serrata*, nach Methylenblaubehandlung. 70 a. Von der Fläche gesehen. 70 b. Optischer Längsschnitt durch die Seite des Halsabschnitts.

Fig. 71 a—d. Vier SOMMER-LANDOIS'sche Zellen von *Triaenophorus* in Verbindung mit äusseren Längsmuskeln, von der Fläche gesehen. Methylenblaupräparate. 700:1.

Fig. 72. Myoblast aus der Blasenwand von *Cysticercus pisiformis* in Verbindung mit vier Ringmuskelfasern. Das körnige Aussehen ist durch das Ausfallen des Methylenblaus während der Fixirung mit Ammon. picronitric. entstanden.  $\frac{1}{18}$  Oel-Imm. Oc. 2.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten*

# Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken.

Von

**Dr. Ludwig H. Plate,**

Privatdocenten der Zoologie an der Universität Berlin.

Mit 19 Figuren im Text.

---

Der folgende kleine Aufsatz verdankt seine Entstehung der un-  
freiwilligen Musse, welche mir bei meiner Rückfahrt von der Magellan-  
strasse in die Heimath auferlegt wurde, als ich fünf Wochen lang fast  
unausgesetzt viel blaues Wasser unter mir hatte. Gewisse Beobach-  
tungen, welche ich an den grossen nordchilenischen Chitonon gemacht  
hatte, und die Entdeckung eines fast vollständig chistoneuren Nerven-  
systems bei *Chilina* forderten unwillkürlich zu stammesgeschichtlichen  
Erwägungen heraus. Mit Rücksicht auf die während meiner Abwesen-  
heit neu erschienene Literatur wurde dann der Aufsatz nach meiner  
Rückkehr gründlich umgearbeitet, denn ich erkannte bald, dass auch  
auf diesem mehr theoretischen Gebiet die Forschung nicht still ge-  
standen hatte. PELSENEER und BOUVIER sind vor mir durch das  
Studium von *Actaeon* zu derselben Auffassung hinsichtlich der Ent-  
stehung der orthoneuren Gastropoden gelangt, zu der ich durch *Chilina*  
geführt wurde, und Ersterer hat in einer ausgezeichneten Abhandlung  
(1. siehe das Literaturverzeichniss am Schluss dieses Aufsatzes) dar-  
gethan, dass die Opisthobranchier und damit auch die Pulmonaten von  
primitiven Prosobranchiern und nicht von einer orthoneuren Stamm-  
form abzuleiten sind. PELSENEER hat auch die Gattung *Chilina* in

den Kreis seiner Untersuchungen hineingezogen, aber da ihm offenbar ein wenig günstiges Material zur Verfügung stand, werde ich seine Angaben noch in einigen wesentlichen Punkten vervollständigen können. Es ist nun nicht meine Absicht, die uns interessirenden Fragen an dieser Stelle in voller Ausführlichkeit zu behandeln; ich möchte nur auf einige neue Gesichtspunkte<sup>1)</sup> und auf die Nothwendigkeit, auch bei phylogenetischen Erörterungen beständig auf die Biologie der in Rede stehenden Formen Rücksicht zu nehmen, hinweisen. Zu einer ausführlichen Discussion werden mir die nächsten Jahre, in denen ich ein reiches Material aus den verschiedensten Classen der Mollusken zu untersuchen gedenke, noch oft genug Veranlassung bieten.

Die Chitonen werden allgemein und mit Recht als diejenigen Mollusken angesehen, welche der muthmaasslichen Stammform am nächsten stehen. Aber es wäre unrichtig, sämtliche Merkmale ihrer Organisation für primitiv zu halten und sie damit unmittelbar an die Wurzel des Weichthierstammes zu stellen. Die Chitonen sind in mehrfacher Hinsicht specialisirt, und durch Anpassung an die Gezeitenzone sind einzelne ursprüngliche Verhältnisse verwischt, andere eigenartig weiter entwickelt worden.

1) Als primitives Merkmal ersten Ranges ist anzusehen die bilaterale Symmetrie, welche sich in der Körpergestalt, im Nervensystem und in dem Vorhandensein einer paarigen Leber, Gonade, Niere und Vorkammer ausprägt. Das Geschlechtsorgan ist bei *Chiton* zwar äusserlich unpaar, aber die ursprüngliche Duplicität lässt sich aus dem innern Bau deutlich nachweisen:

a) Die Arterien, welche in 1 oder 2 Reihen angeordnet die Aorta (Fig. A, *ao*) verlassen, um das Geschlechtsorgan (*g*) zu versorgen, lagen ursprünglich mit ihren Wurzeln frei zwischen den beiden Gonaden und senkten sich erst mit ihren Verästelungen in diese ein. Später verwuchsen die beiden Gonaden mit den einander zugekehrten Flächen und pressten dabei jene Arterien zwischen sich. Schliesslich wurden die Verwachsungsflächen resorbirt, und daher hängen jene Gefässe jetzt scheinbar frei im Lumen des nun einheitlichen Geschlechtsorgans. Dass man die Verhältnisse so zu deuten hat, geht daraus hervor, dass jene Arterien allseitig von dem Epithel der Geschlechtsdrüse überzogen werden. Hierdurch hat sich auch BÉLA HALLER (2, p. 59) ver-

---

1) Dieselben wurden zuerst bekannt gemacht in der Antrittsvorlesung, welche ich gelegentlich meiner Habilitirung an der Universität Berlin am 5. August 1895 gehalten habe.



noch „Markstränge“ sind, die durch Queranastomosen mit einander verbunden werden, und 3) der diffuse Bau der Nieren (Fig. A, *r*). Wie ich schon an einer andern Stelle (5, No. II, III u. X) ausinandergesetzt habe, giebt es einige *Chiton*-Species, bei denen die Niere nicht nur aus einem Hauptcanal (*r*) besteht, welcher längs der Seitenwand der Leibeshöhle entlang läuft, und von dem dann ein mehr oder weniger langer Renopericardialgang (*rp*) zum Herzbeutel sich abzweigt, sondern die ausserdem noch zwei Canäle in die Fusssohle abgeben (*v* und *h*), einen vordern und einen hintern, die sich neben der Medianebene in den oberflächlichen Muskelschichten ausdehnen und die Fusssohle in ganzer Länge durchziehen. Jede Niere solcher Chitonen besteht also aus 4 Hauptcanälen, und da jeder derselben sehr zahlreiche, baumförmig verästelte Seitenzweige abgiebt, so entsteht ein ausserordentlich diffus ausgebreitetes Organ, das eine unverkennbare Aehnlichkeit mit dem Wassergefässsystem der Polycladen besitzt. Freilich fehlen bei den von mir untersuchten *Chiton*-Arten die für jenes so charakteristischen Geisselzellen („Zitterflammen“), wovon ich mich an lebenden Thieren überzeugen konnte. Trotzdem sollte man das Suchen nach diesen Elementen noch nicht aufgeben; vielleicht haben sie sich nur bei einzelnen Arten erhalten.

4) Können gewisse Eigenthümlichkeiten des Blutgefässsystems als primitive Züge angesehen werden. Wo wir ein arterielles Blutgefässsystem bei den Gastropoden antreffen, hängen die Arterien unter einander direct zusammen, und das Blut tritt in die Gewebsspalten resp. in die Hohlräume zwischen den Organen erst, nachdem es sämtliche Arterien durchlaufen hat und sich nun zum Uebergang in das Venensystem anschickt. Bei *Chiton* aber liegen die Verhältnisse anders, und ich freue mich, auch in diesem Punkt die aus dem Jahre 1849 stammenden Angaben von MIDDENDORFF (6), der viel tiefer als BÉLA HALLER in dieses Capitel eingedrungen ist, bestätigen zu können. Nachdem die Aorta unter dem Dache der Leibeshöhle bis zur zweiten Schuppe vorgedrungen ist, ergiesst sie sich in einen grossen Kopfsinus, der ausser Munddarm und Oesophagus auch den gesammten Schlundring des Nervensystems umspült und mit den Canälen in der Musculatur communicirt, in denen die Markstränge des Fusses und die Kiemeneingeweidestränge verlaufen. Dieser Sinus wird nach hinten gegen die Leibeshöhle zu vollständig abgeschlossen durch eine Membran, welche MIDDENDORFF das „vordere Zwerchfell“ nennt und die sich zwischen den Zuckerdrüsen und der Buccalmusculatur von der Fusssohle bis zur Decke der Leibeshöhle ausspannt. Von dieser Membran ent-

springt ein sehr weites Gefäss, welches mehrere Seitenzweige an die rechte Vorderleber abgibt und dann zwischen den Lappen der Hinterleber fast bis zum hintersten Winkel der Leibeshöhle vordringt. Auch die Hinterleber empfängt zahlreiche Gefässe von dieser grossen Arteria visceralis. Die Endäste dieser Seitenzweige treten wieder aus den Lappen der Vorder- und Hinterleber heraus und verbreiten sich baumförmig am Magen und an den Darmschlingen. Dass wir es hier mit echten Gefässen zu thun haben, ist ganz zweifellos, und das Interessante ist, dass diese Arteria visceralis nicht direct, sondern durch Vermittlung jenes grossen Kopfsinus mit der Aorta communicirt. Merkwürdig ist auch das Verhalten der Radulascheide zu der Arteria visceralis, welches übrigens auch vollständig richtig von MIDDENDORFF erkannt worden ist. Jene Scheide ist bekanntlich bei den Chitonen sehr lang. Ihre Wurzel liegt noch in dem Kopfsinus, der hintere Abschnitt hingegen ragt direct in das Lumen der Arteria visceralis hinein, wie ein Finger in einen Handschuh.

Aus diesen Befunden geht wahrscheinlich hervor, dass das Arterien-system der Mollusken sich nicht einheitlich, sondern aus zwei verschiedenen Anlagen entwickelt hat, die erst secundär mit einander in Verbindung traten: die Aorta der Chitonen ist vermuthlich ein Derivat des Herzens, dessen Fortsetzung sie ja auch ist, während die Arteria visceralis mit ihren Seitenzweigen sich aus dem Mesenchym der primären Leibeshöhle herausbildete.

Endlich kann 5) die dorsale Lage der Gonade und das Verhalten der Ausführungsgänge als primitiv gelten. Eine rein dorsale Lagerung des Geschlechtsorgans findet sich, abgesehen von den Amphineuren, nur noch bei *Dentalium* und *Haliotis*, also bei Formen, welche der Wurzel des Gastropodenstammes nahe stehen. Hinsichtlich der Ausführungsgänge nehmen die Solenogastres die ursprünglichste Stellung ein: die Geschlechtsproducte fallen in das Pericard und werden durch die Nieren nach aussen befördert. Bei *Chiton* findet sich ein etwas höheres Stadium: die Ausführungsgänge verlaufen längs des Vorderrandes des Herzbeutels, als ob sie sich von diesem abgeschnürt hätten, und sind in ganzer Länge mit ihm verwachsen; sie durchbohren darauf die Musculatur der Körperwand und münden zwischen den Kiemenblättern aus.

Diesen primitiven Charakteren der Chitonen, zu denen man auch noch gewisse Eigenschaften im Bau der Schale rechnen könnte, steht nun eine Anzahl andrer gegenüber, die als secundäre Anpas-

sungen an den Aufenthalt in der Gezeitenzone zu deuten sind. Für die Gastropoden kommen hier zwei Momente vornehmlich in Betracht, die Brandung und die durch diese vielfach bewirkte Verunreinigung des Wassers mit Sand, erdigen Theilen der Küste, pflanzlichen und thierischen Zerfallstoffen. Das erste Moment führte bei *Chiton*, wie bei so vielen andern Schnecken derselben Zone, zur Ausbildung eines breiten Saugfusses, durch den das Thier in den Stand gesetzt wurde, dem Anprall der Wogen zu widerstehen. Hand in Hand damit entstand die niedergedrückte flache Körpergestalt. — Das zweite Moment, welches ich soeben angeführt habe, mag vielleicht Manchem auf den ersten Blick unnatürlich und gekünstelt erscheinen. Aber wer viel in der Gezeitenzone in hohen Wasserstiefeln umhergewandert ist und Tausende von Steinen umgedreht hat, wird mir Recht geben. Die chilenische Küste fällt, mit Ausnahme mancher Regionen des Südens (südlich von Chiloë), fast überall steil ab, und die beste Ausbeute machte ich stets an solchen Localitäten, wo die Felsmassen direct vom Ocean gespült wurden und die tosende, regelmässig auf- und niedersteigende Brandung das Gestein tief zerrissen und zerklüftet hatte. In solchen Gebieten bilden sich leicht kleine Buchten mit Sandstrand, nämlich dort, wo durch die Gewalt des Wassers der harte Fels im Laufe der Jahrtausende zu kleinsten Partikelchen zermahlen worden ist, und an derartigen Stellen findet man den grössten Reichthum an Lebewesen häufig fast unmittelbar neben grösster Armuth. Diejenigen Felsen, welche von dem durch Sand getrübbten Wasser gespült werden, sind arm an Thieren, so arm, dass man zuerst glaubt, sie enthielten überhaupt nichts, während 10, 20 m davon — vielleicht jenseits einer kleinen Felszunge, an der rein und klar die Fluth wie athmend auf und nieder sich bewegt — es von den verschiedensten Organismen wimmelt: ganze Beete von Actinien schmücken die Felsen, Röhrenwürmer, Schwämme und Ascidien machen sich gegenseitig den Raum streitig, und Patellen, Chitonen, Siphonarien, Fissurellen, Calypträen weiden in zahlreichen Exemplaren den grünen Algenüberzug ihrer nächsten Umgebung ab. Die Mytiliden sind hier gross und „fett“, wie die Fischer sagen, dort klein und verkümmert. — Um die Kiemen vor Verunreinigung mit Sand oder Schmutztheilchen zu schützen, finden wir bei vielen Muscheln ein Filter kleiner Tentakel am Branchialsipho (vergl. P. FISCHER, Manuel de Conchyliologie, fig. 661 u. 663), und ähnliche Filtereinrichtungen sind auch von andern Thierclassen mit Kiemenathmung

(Krebsen, Fischen) bekannt. — Wer längere Zeit am Meere als Zoologe thätig gewesen ist, weiss, wie schwer es ist, Meeresschnecken in einem Seewasserbecken auf die Dauer unter Wasser zu halten; nach wenigen Stunden sitzt in der Regel die ganze Gesellschaft schon eben oberhalb des Wasserspiegels, weil die kleinsten Organismen, welche das Seewasser stets enthält, rasch absterben und durch ihre Zersetzung das Wasser verunreinigen. Marine Schnecken und Muscheln kann man daher in den meisten Fällen viel länger ausserhalb des Wassers am Leben erhalten als in demselben, und Austern und Mytiliden werden, bloss in Säcke verpackt, Tage weit verschickt, ohne abzusterben. Liesse man sie im Seewasser, ohne dieses beständig zu wechseln, so würden sie nach wenigen Stunden todt sein. Alles dies beweist, wie ausserordentlich empfindlich die marinen Mollusken gegen eine Verunreinigung des Wassers sind, was wohl damit zusammenhängt, dass Schmutztheilchen an der schleimigen Oberfläche der Mantelhöhle und der Kieme leicht haften bleiben. Aus dieser Empfindlichkeit erklären sich auch einerseits die hohe Ausbildung des Geruchsorgans bei Wasserschnecken, während die Landbewohner es, abgesehen von vereinzelten Ausnahmen, sofort verlieren, andererseits die Umbildungen, welche die Mantelhöhle resp. der Kiemenapparat gerade solcher Formen erfahren haben, welche in der Brandungszone leben. Bei den Siphonariern und Gadiniern schliesst sich — ein bei Opisthobranchiern sonst nirgends beobachteter Fall — die Mantelhöhle bis auf ein kleines Athemloch. Das Wasser kann daher nicht durch den Wellendruck in dieselbe hineingetrieben werden, sondern die Wassercirculation wird nur durch die Flimmercilien unterhalten, welche grössere und schwerere Schmutzpartikel nicht weiter zu bewegen vermögen. Bei den Patelliden sehen wir die Mantelhöhle stark verkleinert; die Kieme hat sich bei den Acmaceen schon etwas rückgebildet, bei den echten Patelliden und Lepetiden ist sie vollständig verschwunden, und statt derselben haben sich an der Unterseite des Mantelrandes, also dort, wo etwa anhaftende Schmutztheilchen sofort wieder weggewaschen werden, neue Respirationsorgane, die Circumpallialkiemen, entwickelt. Genau dieselbe Umgestaltung ist bei den Chitonon eingetreten: die zwei ursprünglich vorhandenen Ctenidien sind verloren gegangen, die Mantelhöhle, welche bei der Stammform am hintern Körperpol lag, ist Hand in Hand mit der Ausbildung des Saugfusses und der flachen Körpergestalt vollständig verschwunden, und am Mantelrand sind zahl-

reiche Kiemen aufgetreten, welche den Ctenidien nur analog zu setzen sind. Wären die Randkiemen durch Vermehrung der Ctenidien entstanden, so sollte man erwarten, dass auch die Vorkammern des Herzens sich wie bei *Nautilus* vervielfacht hätten, und dass die Nierenöffnungen ihre ursprüngliche Lage zwischen After und Ctenidien beibehalten hätten. Beides ist aber nicht der Fall. Die Randkiemen der Chitonen sind vermuthlich dort zuerst entstanden, wo sie jetzt noch in grösster Entfaltung angetroffen werden und wo die physiologischen Bedingungen für sie am günstigsten sind, nämlich an den Seiten der mittlern Körperregion. Sie haben sich dann allmählich vermehrt, bei manchen Arten nach vorn und hinten, bei andern vornehmlich nur nach hinten.

Mit der Entstehung dieser Mantelkiemen hängt eine andere Besonderheit der Chitonen zusammen, für die meines Wissens noch keine plausible Erklärung vorgebracht ist. Die Pleurovisceralstränge der Chitonen vereinigen sich bekanntlich dorsal vom After (Fig. A, *kv*), während die Visceralcommissur aller übrigen Mollusken ventral von demselben von einer Körperseite zur andern hinüberzieht. Beide Gebilde sind aber einander homolog zu setzen, denn sie versorgen dieselben Organe: Gonade, Herz, Nieren, Darmschlingen, und auch die zwei ursprünglichen Ctenidien der Chitonen können ihrer Lage nach nur von jenem Strang innervirt worden sein. An dieser Thatsache scheitert die Annahme BÜTSCHLI'S (8, p. 205), „dass die Visceralcommissur der Gastropoden und Lamellibranchier etwas ist, was in dem Nervensystem der Chitonen nicht vorliegt, eine Weiterentwicklung über diese hinaus“. Neuerdings haben PELSENER (7, p. 31) und HALLER (4) versucht, jene zwei kleinen Ganglien, welche nach HALLER an der Ventralseite des Magens<sup>1)</sup> bei *Chiton* liegen und mit den Wurzeln der Kiemen-eingeweidenerven durch je eine Commissur zusammenhängen (Fig. A, *mgl*), als Homologen der Visceralcommissur der übrigen Gastropoden zu deuten. Diesen Versuch halte ich für verfehlt, weil von jenen kleinen Centren aus keine Nerven zum Herzbeutel, Geschlechtsorgan, zur Niere und zur Afterregion ausgehen. Diese kleinen Ganglien sind durch secundäre Anastomose vereinigt worden, wie dies so vielfach bei Nerven,

1) Bei sehr gut conservirten Exemplaren von *Chiton aculeatus* vermochte ich diese Magenganglien nicht zu finden; da nun THIELE mir brieflich mittheilt, dass er dieselben auf Schnitten ebenfalls vergeblich gesucht hat, so stehe ich den diesbezüglichen Angaben HALLER'S sehr skeptisch gegenüber.

welche dasselbe Gebiet versorgen, eintritt. Nehmen wir an, dass der Herzbeutel, die Niere und die Gonade im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ihre ursprüngliche Innervierung von dem Strang *kv* (Fig. A) allmählich aufgegeben haben und dafür den Magenganglien *mgl* unterstellt wurden, so hört, dieses Princip der Uminnervierung einmal zugegeben, überhaupt alles Homologisiren und jede phylogenetische Erörterung auf Grund des Nervensystems auf. Zu diesem, doch etwas gewaltsamen Schritt sind wir aber glücklicher Weise nicht gezwungen. Da sehr wahrscheinlich die Chitonen sich von Polycladen-ähnlichen Vorfahren ableiten, so können wir annehmen, wie dies auch LANG (Vergleichende Anatomie, 9) im Schlusscapitel seines vortrefflich bearbeiteten Molluskenabschnitts thut, dass die Pleurovisceralstränge der Chitonen aus den Seitensträngen der Platoden hervorgegangen sind und, wie diese, ursprünglich frei ausliefen, d. h. mit den Seitenzweigen in den betreffenden Organen (Kieme, Herz etc.) endeten. Nach Rückbildung der Ctenidien und der Mantelhöhle versorgten jene Stränge die Circumpallialkiemen, und da diese sich bis dicht an den After, welcher etwas ventralwärts von ihnen liegt, ausdehnten, so verlängerten sich auch die Markstränge bis dorthin und traten schliesslich unter einander in Verbindung, wie fast alle Nerven thun, welche dieselbe Körperregion versorgen. Diese Verbindung musste natürlich dorsal vom After eintreten. Die dorsale Vereinigung der Pleurovisceralstränge der Chitonen ist daher als ein secundäres Verhältniss anzusehen, das durch die Entwicklung der Randkiemen herbeigeführt wurde, ähnlich wie diese Organe bei den Patelliden auch eine Anastomose der Pallialnerven bewirkt haben.

Endlich sind die Chitonen noch in einer andern Hinsicht secundär modificirt worden. Die nahezu sessile Lebensweise führte zu einem Verlust der Tentakel und Augen. Da es für das Thier nur von Wichtigkeit ist, den Untergrund vor der Mundöffnung durch Bestasten untersuchen zu können, so waren jene Sinnesorgane kaum von Werth und bildeten sich zurück. Dafür verbreiterte sich das Vorderende der Schnauze zu einer breiten Platte (Fig. A, *pl*), in deren Mitte die Mundöffnung liegt. Es ist interessant, zu verfolgen, wie ähnliche Umbildungen bei andern Bewohnern der Gezeitenzone eingetreten sind. Bei den Siphonariern fehlen die Fühler, und die Schnauze ist stark verbreitert, während bei den Gadiniern sich die Fühler in breite Tastplatten verwandelt haben. Die Patelliden, welche viel beweglicher

sind als die Chitonen, besitzen noch die Fühler, bei einer Gruppe, den Lepetiden, sind aber schon die Augen verloren gegangen. — Die Schalen-Augen und -Tastorgane (Aestheten) der Chitonen sind ohne Zweifel innerhalb der Classe neu erworben worden, denn sie werden fast nur bei tropischen Arten beobachtet. Welche Bedeutung mögen sie haben? Da die Oncidien mit ihren Rückenaugen ebenso wie die Chitonen in der Brandungszone leben und sehr schwerfällige Thiere sind, so werden sie sich dieser Augen schwerlich bedienen, um das Nahen eines Feindes wahrzunehmen und diesem durch die Flucht zu entinnen. Die SEMPER'sche *Periophthalmus*-Theorie habe ich früher (10, p. 157) auch schon aus andern Gründen zurückgewiesen. Meines Erachtens haben diese Rückenaugen, resp. bei *Chiton* auch die Aestheten den Zweck, die Thiere aus denjenigen Gebieten der Littoralzone fern zu halten, in denen das Wasser durch Sand oder andere Schmutztheilchen stark verunreinigt ist. Um die hierdurch hervorgerufene Trübung im Wasser zu erkennen, dazu mögen schon jene einfachen Augen ausreichen, und das Niederfallen von Sandkörnchen auf die Schale wird durch die stets in grosser Zahl vorhandenen Aestheten wahrgenommen. — Man sieht aus dem Vorhergehenden, wie die Kenntniss der biologischen Bedingungen erste Voraussetzung ist für das Verständniss der Organisation eines Thieres, und wie verkehrt es ist, über der Anatomie die Biologie zu vernachlässigen.

Hiermit könnte ich die Besprechung der Chitonen abbrechen; ich will aber noch einen Punkt aus ihrer Organisation hervorheben, der zwar für das Verständniss der Abtheilung selbst von keiner Bedeutung ist, aber sehr wichtig ist für die Erklärung der weitem Umbildungen, welche sich im Laufe der Stammesgeschichte der Mollusken vollzogen. Dort, wo der Darm aus dem Magen entspringt, in einer Zone, die weder scharf zu dem einen, noch zu dem andern gezogen werden kann, münden die zwei Leberdrüsen ein (Fig. A, *hpl*, *hpr*), von denen die linke (*hpl*) sehr gross ist und fast bis in den hintersten Winkel der Leibeshöhle reicht, während die rechte (*hpr*) viel kleiner ist und sich dorsal über dem Magen ausbreitet. BÉLA HALLER (2) hat die Verhältnisse ganz unrichtig geschildert und einen grossen Theil der rechten Leber als zur linken gehörig angesehen. Auch bezeichnet er die linke als die „ursprünglich rechte“ und die rechte als die „ursprünglich linke“, wodurch der Thatbestand geradezu auf den Kopf gestellt wird. Doch ist hier nicht der Ort, näher auf dieses Thema einzugehen. Es genügt, wenn ich hervorhebe, dass die linke

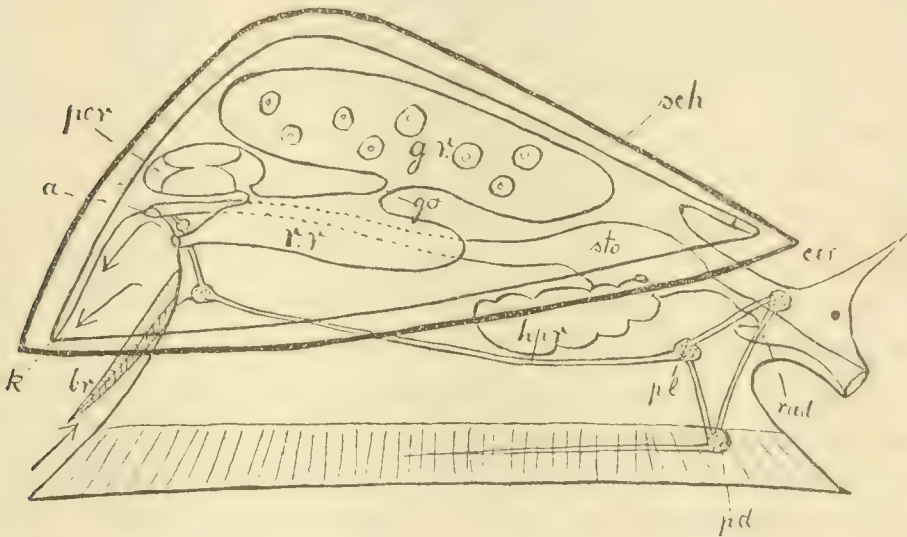
Leber sich ventralwärts, die rechte sich dorsalwärts aus der ursprünglich symmetrisch zu beiden Seiten des Darms zu denkenden Lage verschoben hat. Da der ganze dorsale Raum der Leibeshöhle von der mächtigen Geschlechtsdrüse eingenommen wird, so konnte sich die rechte Leber nicht ausdehnen und blieb daher klein, während die linke untere Leber zu einem grossen Organ auswuchs und zwischen alle Schlingen des Darms sich einschob. Die sonst so auffällige Symmetrie der Chitonen ist also hinsichtlich der Leber gestört, und zwar erklärt sich die Art der Asymmetrie ungezwungen aus der Lage der Gonade.

---

Suchen wir uns nun ein Bild zu entwerfen von jener hypothetischen Stammform, welche PELSENER zuerst als *Prorhipidoglossum* bezeichnet hat; ich werde hierfür im Folgenden *Praerhipidoglossum* sagen, da *pro* im Lateinischen nur zur Bezeichnung einer Stellvertretung, nicht aber im zeitlichen Sinne gebraucht wird. Obwohl wir es hier nur mit theoretischen Erörterungen zu thun haben, herrscht doch über die äussere Gestalt und über die Grundzüge der Organisation jener Urschnecke bei den verschiedenen Autoren eine erfreuliche Uebereinstimmung. Das Thier (Fig. B u. C) war äusserlich und innerlich vollständig symmetrisch gestaltet und von einer Patella-ähnlichen, napfförmigen Schale bedeckt, deren Apex vermuthlich etwas nach hinten geneigt war. Es lebte im Flachwasser. Der Fuss war eine gut ausgebildete Kriechsohle, aber keine besonders breite Saugscheibe. Die Mantelhöhle am hintern Körperpol war nur mässig tief, weil die beiden Genitalsäcke, welche vor dem Herzen dorsalwärts in der Leibeshöhle lagen und vermuthlich, wie bei *Chiton*, von ansehnlicher Grösse waren, bei der Kriechbewegung nach vorn einen Druck nach hinten ausüben mussten, welcher eine beträchtliche Entfaltung der Kiemenhöhle nach oben verhinderte. — Auch GROBBEN (12) räumt der Mantelhöhle nur eine geringe Tiefe ein, zeichnet aber einen Mantelschlitz, worauf ich gleich näher eingehe. — BÜTSCHLI (8) und RAY LANKESTER (16) sprechen bei Schilderung der Urform nicht von einer echten Mantelhöhle, sondern nur von einer, den ganzen Körper umziehenden Mantelfurche, in welcher die Kiemen in der Nähe des Afters sitzen. Hiergegen sprechen die ontogenetischen Thatsachen. Es bildet sich zuerst überall eine kleine Mantelhöhle am hintern Körperende des Embryos, und erst viel später bei Ausbildung der definitiven Körpergestalt wächst der Mantel so weit aus, dass eine Rinne zwischen ihm

und dem Körper entsteht. Ferner ist die Mantelhöhle für alle typischen Mollusken so charakteristisch, dass wir sie auch schon der

Fig. B.



Stammform zuschreiben dürfen. Weshalb sie bei *Chiton* fehlt, habe ich schon oben erläutert. — Der After des Praerhipidoglossums (Fig. B, C, *a*) öffnete sich genau in der Mitte der Kiemenhöhle, an dem höchst gelegenen Punkt des Hintergrundes derselben. Die beiden Nieren (*r*) waren sackförmig, also nicht mehr diffus, und gingen wahrscheinlich hervor aus der hintern sackförmigen Erweiterung (Fig. A, *rs*) des Hauptnierengangs von *Chiton*, während die übrigen Nierenkanäle mit ihren Verzweigungen rückgebildet wurden. Man kann nämlich schon innerhalb der Gattung *Chiton* eine allmähliche Concentration der Niere verfolgen. Bei manchen Arten (z. B. *Chiton siculus* und

Fig. C.

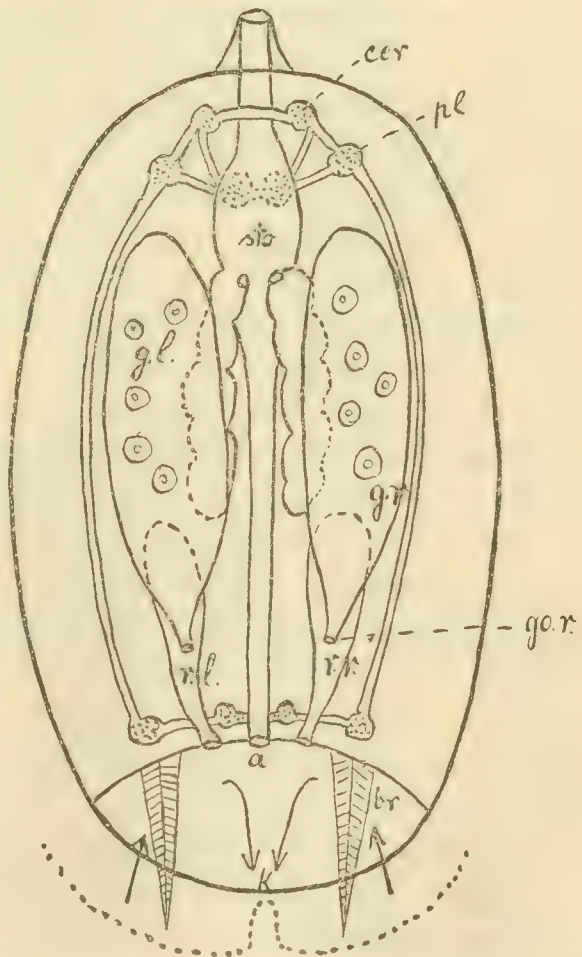


Fig. B u. C. Hypothetische praerhipidoglosse Urschnecke.

*fascicularis* und einigen chilenischen Species) fehlen die im Fuss liegenden Canäle (Fig. A, *v* und *h*), während bei andern der Renopericardialgang sich verkürzt, d. h. seine Ursprungsstelle vom Hauptcanal *r* immer weiter nach hinten verlegt. Während bei einigen chilenischen Chitonon diese Wurzel der Nierenspritze unter der zweiten oder der dritten Schuppe liegt, treffen wir sie bei *Chiton coquimbensis* und andern Arten an Hinterrand der sechsten Schuppe. Der Nierensack *rs* ist ausserdem derjenige Abschnitt, von dem der kurze Ausführang (*ro*) abgeht, und schon deshalb musste er sich am längsten erhalten. — Die beiden Genitalorgane des Praerhipidoglossums öffneten sich in die Nieren der betreffenden Seiten. Die rechte und linke Leber waren mässig gross und symmetrisch ausgebildet. Jederseits nach aussen von der Nierenöffnung befand sich eine federförmige Kieme, deren Ansatzpunkt im Hintergrund der Mantelhöhle etwas ventralwärts vom After lag. Das Nervensystem (Fig. C) war vollständig orthoneur, aber stand schon auf einer höhern Stufe als bei *Chiton*: die Cerebral-, Pleural-, Pedal-, Branchial- und vermuthlich auch zwei Abdominalganglien hatten sich schon mehr oder weniger deutlich aus den Marksträngen gesondert. Die Pleurovisceralnerven waren aus der Wandung der Leibeshöhle in diese selbst übergetreten. Von den Pedalganglien setzten sich zwei strickleiterförmige Markstränge in die Fusssohle fort. Ursprünglich wird auch bei den Praerhipidoglossen eine Vereinigung der beiderseitigen Pleurovisceralstränge nach dem Austritt aus den Kiemenganglien noch nicht bestanden haben, sondern jeder Strang lief frei in den Endorganen aus. Später erst erfolgte jene Anastomose unter Bildung der Abdominalganglien, die dann natürlich, weil die Kiemenganglien ventral vom Darm lagen, unter dem After erfolgte. So entstand jene Form der Visceralcommissur, welche allen Mollusken mit Ausnahme der Amphineuren eigen ist. — In ihrer sehr lesenswerthen Abhandlung über die Asymmetrie der Mollusken nehmen FISCHER u. BOUVIER (11) ebenfalls an, dass die Pleurovisceralstränge der Chitonon und Praerhipidoglossen ursprünglich frei ausliefen, ohne sich zu vereinigen. Aber bei ihnen fehlt jeder Hinweis auf die Platoden und jeder Versuch, die Verschiedenheit der Visceralcommissur aus der Lage der Kiemen zu erklären.

Aus der Fig. C geht hervor, dass ich mir die Decke der Kiemenhöhle der Praerhipidoglossen einheitlich, nicht mit einem Schlitz vorstelle. Ich weiche in diesem Punkt ab von GROBBEN, dem sich auch LANG angeschlossen hat. Meine Gründe hierfür sind folgende:

1) Wie GROBBEN ganz richtig ausführt, ist der Mantelschlitz als eine Folgeerscheinung der Vertiefung der Kiemenhöhle anzusehen. Je geräumiger diese wurde, desto ungünstiger gestalteten sich die Bedingungen für eine gleichmässige Wassercirculation im Hintergrund derselben, welche nöthig war, um die Excrete des Afters und der Nieren fortzuschaffen und die Kiemen vor Verschmutzung zu bewahren. Der Wasserstrom trat von hinten und seitlich längs den Kiemen in die Mantelhöhle ein, drang bis zu jenen Oeffnungen vor, um dann in der Mediane der Höhle nach hinten wieder zurückzufließen, sowie die Pfeile in Fig. B und C dies veranschaulichen. Bei geringer Ausdehnung der Höhle regulirten sich Einfluss und Ausfluss leicht und ein Mantelschlitz war nicht von Nöthen. Wir finden ihn daher thatsächlich auch nur bei Formen (*Haliotis*, *Fissurella*, *Dentalium*) mit sehr geräumiger Kiemenhöhle. Nun war bei den Praerhipidoglossen, wie auch GROBBEN annimmt, die Höhle noch nicht besonders vertieft; es ist daher nur logisch, diesen primitiven Formen eine derartige specielle Anpassung noch nicht zuzuschreiben.

2) Damit stimmen die ontogenetischen Thatsachen vollständig überein. Bei *Fissurella* (siehe BOUTAN, 13) ist die Schale der Larve anfänglich ganzrandig und bleibt auch noch so, wenn sich die Kiemenhöhle in erster Anlage zeigt. Erst mit dem Auftreten der Kieme entwickelt sich der Schlitz. — Wäre das Schalenloch ferner eine solche uralte Bildung, so sollte man erwarten, dass es auch in der Ontogenie anderer Arten, die es im ausgebildeten Zustand nicht besitzen, vorübergehend auftreten würde; aber zur Zeit liegen derartige Beobachtungen nicht vor.

3) Bei *Fissurella*, *Haliotis* und *Cemoria* (14) tritt bekanntlich der Enddarm in das Dach der Mantelhöhle über und zieht in diesem bis dicht an das Abflussloch hinan. Wäre nun schon bei den Praerhipidoglossen ein Mantelschlitz vorhanden gewesen, und zwar in ganzer Länge des Mantels, wie GROBBEN (12, p. 81) es in seinem Schema zeichnet, so wäre ein derartiges Verhalten schwer verständlich, denn der Spalt hätte sich erst schliessen müssen, um den Enddarm aufzunehmen. Mir scheint hieraus hervorzugehen, dass das Rectum mit zunehmender Vertiefung der Mantelhöhle in den einheitlichen Mantel übertrat, damit der After in der Nähe der äussern Oeffnung der Höhle blieb. Die Vertiefung der Höhle konnte nur so vor sich gehen, dass das Höhenwachsthum des Thieres stärker wurde und der Mantel sich weiter nach unten ausdehnte, denn ein Auswachsen der Kiemenhöhle nach oben zu war wegen der hier vorgelagerten

Organe ausgeschlossen. Auf den hintersten Punkt des Mantels (*k*, Fig. B, C) wurde durch den austretenden Wasserstrom ein constanter Druck ausgeübt, wodurch das Wachsthum hier gehemmt und der Schlitz gebildet wurde, wie ich dies in Fig. C durch die punktirte Linie angedeutet habe. — Eine solche Ausflussöffnung ist meines Erachtens bei drei verschiedenen Gruppen unabhängig von einander, aber aus gleichen physiologischen Gründen entstanden, bei den Solenoconchen, den Lamellibranchiern und den Pleurotomarien mit ihren Descendenten. Die Dentalien gingen hervor aus den Praerhipidoglossen durch Anpassung an den Aufenthalt im Sande; ihr Körper dehnte sich in der dorsoventralen Axe mit den bohrenden Bewegungen des Fusses aus. Der Mantel und die Schale wuchsen dabei nach unten, ventralwärts, aus, bis sie eine röhrenförmige Gestalt und das Mantelloch eine apicale Lage angenommen hatten. Die Geschlechtsorgane behielten ihre ursprüngliche dorsale Stellung bei, verschmolzen aber, wie bei *Chiton*, zu einem unpaaren Gebilde. Mit dem Verlust der Kiemen schwanden auch die Branchialganglien, und wir finden daher in der Visceralcommissur nur zwei Abdominalcentren<sup>1)</sup>. Bei

---

1) Auf die phylogenetische Stellung der Dentalien gehe ich hier nicht näher ein, weil ich mich schon früher (15) über sie ausgesprochen habe. Ich möchte mich hier nur gegen BELA HALLER verwahren und diesen bitten, nicht nur exacter zu beobachten, sondern auch sorgfältiger die Literatur zu studiren. In seiner jüngsten Arbeit über die Docoglossen (14, p. 151) greift er meinen Satz an, dass die Rhipidoglossen unter den recenten Schnecken diejenigen sind, „denen sich die Dentalien am meisten nähern, so dass man trotz aller im Einzelnen ja nicht zu verkennenden Verschiedenheiten zu der Annahme einer beiden gemeinsamen Stammform berechtigt ist“, erklärt sich aber auf der folgenden Seite mit dem genau dasselbe besagenden Satz: „dass die Prorhipidoglossen, die Stammformen der Rhipidoglossen, auch die phyletische Wurzel sind, aus der die Seitenzweige der Solenoconchen und der Lamellibranchier entsprungen sein müssen“, einverstanden. Der Angriff gegen meinen ersten Satz wird dadurch geführt, dass er mir die Ansicht unterschiebt, schon die Prorhipidoglossen hätten eine chiastoneure Visceralcommissur besessen. Von einer derartigen unsinnigen Behauptung steht in meiner ganzen Abhandlung kein Wort, ja auf p. 369 hebe ich sogar als Charaktere der Prorhipidoglossen hervor: „orthoneures Nervensystem, dorsales, vom Darm nicht durchbohrtes Herz, keine compacte Leber“. Das ist doch deutlich genug! — Ebenso flüchtig verhält sich BELA HALLER in folgendem Punkt (14, p. 153): er giebt eine schematische Abbildung des Nervensystems der Dentalien und fügt hinzu, dass er sie nach meinen Angaben gezeichnet habe. Auf dieser entspringen die Connective zu den Buccalganglien aus den Pleuralganglien, und der

den Pleurotomarien entstand der Schlitz erst, nachdem das Praerhipidoglossum eine vorderständige Mantelhöhle und ein chiastoneures Nervensystem erlangt hatte. In meiner Arbeit über die Solenoconchen (15, p. 362) wollte ich diesen ganzen Gedankengang nicht vorbringen, aber aus ihm heraus erklärt sich meine Bemerkung (die GROBBEN zu berichtigen sucht), dass die apicalen Mantelöffnungen von *Dentalium* und *Fissurella* nicht direct homolog zu setzen seien, sondern nur als analog gelten könnten.

Während sich aus den Praerhipidoglossen nach der einen Seite hin die orthoneuren Abtheilungen der Dentalien und der Lamellibranchier abzweigten, entwickelten sich nach einer andern Richtung hin die Prosobranchier, welche durch die vorderständige Mantelhöhle und durch die Chiastoneurie der Visceralcommissur charakterisirt sind. Ich komme damit auf das in jüngster Zeit viel discutirte Thema der Ursachen, welche die Verlagerung des Pallialcomplexes von hinten nach vorn, die Aufrollung des Eingeweidesackes und die Asymmetrie des Schneckenkörpers bewirkt haben mögen. Den Weg zur Lösung dieser Probleme hat zuerst SPENGLER in seiner grundlegenden Arbeit über das Nervensystem und die Geruchsorgane der Mollusken (17) klar vorgezeigt, indem er darauf hinwies, dass durch Drehung des Pallialcomplexes einer (nach der jetzigen Terminologie) praerhipidoglossen Schnecke in einer Horizontalebene um den After herum die den Prosobranchiern eigenthümliche Organorientirung entsteht. Alle spätern Versuche, mit Ausnahme des PELSENER'schen, sind nur weitere Ausführungen resp. nähere Begründungen des SPENGLER'schen Gedankens, was häufig nicht genügend betont wird. BÜTSCHLI (8) hat zuerst in einem scharf durchdachten Aufsatz das Problem von der ontogenetischen Seite beleuchtet und bewiesen, dass 1) eine derartige Verlagerung eintreten muss, wenn das Wachsthum längs einer schmalen Zone der Mantelfurche, welche sich vom Kopf an der rechten Körper-

Leser muss danach annehmen, dass dies auch meine Meinung sei. Nun hat aber schon LACAZE-DUTHIERS in seiner mustergültigen Dentalien-Arbeit gezeigt, dass diese Connective, wie überall bei den Gastropoden, aus den Cerebralganglien hervorgehen. THIELE hat diese Angaben bestätigt, und ich habe sie mit keiner Silbe angegriffen, weil sie vollständig richtig sind. — Hätte BÉLA HALLER die Literatur mit mehr Gründlichkeit studirt, so wären ihm derartige Missgriffe erspart geblieben.

seite bis zur linken hinterständigen Kieme ausdehnt, aufhört, und dass 2) die schraubige Aufrollung des Eingeweidesackes als Folge eines ungleichen Höhenwachstums anzusehen ist, das durch ungleiche Wachstumsintensitäten des Mantelrandes hervorgerufen wird. Er zeigte ferner, dass bei *Paludina vivipara* in der Ontogenie thatsächlich eine Periode vorkommt, in der das Wachstum der rechten Körperseite unterbrochen wird, da Mund und After in gleicher Entfernung von einander bleiben, während die übrigen Körperdimensionen sich verändern. Ein Mittel, einen Embryo zu einer Axe oder Ebene so zu orientiren, dass man sicher die Wachstumsintensitäten verschiedener Körperregionen bestimmen könnte, giebt es nun aber nicht, und da ein vollständiges Aufhören des Wachstums bei einem Embryo aus physiologischen Gründen schwer verständlich ist, so wird es sich auch in diesem Fall wohl nur um ein stark vermindertes Wachstum auf der rechten Seite handeln, was ja im Effect auf dasselbe hinaus käme. Temporäres Aufhören des Wachstums scheint jedenfalls keine allgemein verbreitete Erscheinung zu sein, wie aus der Betrachtung der ERLANGER'schen (18) Abbildungen über die Entwicklung von *Bithynia* hervorgeht: bei fig. 18, 22, 23 auf tab. 25 bleibt die Entfernung zwischen Mund und After nicht gleich, obwohl der After von vorn herein nicht ganz terminal liegt. Auch bei *Planorbis contortus* zeichnet FOE (in: Arch. Zool. expér., [1] V. 7 auf tab. 11, fig. 7 und tab. 18, fig. 3) Mund und After nicht in gleicher Entfernung. — Eine Erklärung, warum in der Ontogenie der Mantelrand auf den beiden Körperseiten ungleich wächst, vermissen wir bei BÜTSCHLI, ebenso irgendwelche Aufschlüsse, welche phylogenetischen Prozesse die Verschiebung der Analregion bewirkt haben mögen.

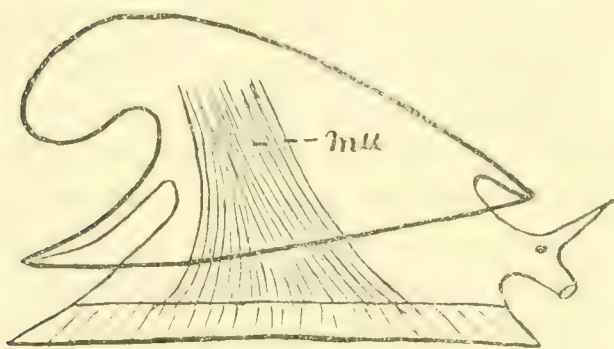
LANG (19) hat nun neuerdings diesem fühlbaren Mangel abzuhelfen versucht, indem er ein mechanisches Moment in die Erörterung einführte, das bestimmend auf den phylogenetischen Entwicklungsgang einwirken und jene Veränderungen hervorrufen musste, nämlich die schiefe Lage der Schale und die dadurch erzeugten asymmetrischen Druckverhältnisse. Sein Erklärungsversuch ist daher im Gegensatz zu dem BÜTSCHLI's in erster Linie ein phylogenetischer, und diese Methode, das Problem von der phylogenetischen Seite anzufassen und nur darauf zu achten, dass die Folgerungen mit den Thatsachen der Ontogenie nicht im Widerspruch stehen, ist meines Erachtens die allein richtige, denn nur so kann man die mechanische und die utilitarisch-selectionistische Betrachtungsweise mit einander vereinigen. In dieser Hinsicht hat sich LANG ein unzweifelhaftes Verdienst erworben, und

dieser Umstand ist es auch wohl, der seinen Ideen in kurzer Zeit eine solch weite Verbreitung verschafft hat, obwohl dieselben, wie ich glaube, von falschen Prämissen ausgehen und die Thatsachen nicht in befriedigender Weise erklären. LANG nimmt an, dass sich bei den Praerhipidoglossen, über deren Bau wir im Wesentlichen einer Meinung sind, der Rücken des Thieres mit der Schale symmetrisch thurmformig nach oben verlängert hat, bis er in einen Zustand labilen Gleichgewichts gerathen und schliesslich nach links übergekippt sei. Die Schale hat sich dann allmählich wieder in die Symmetrieebene des Körpers gestellt, dabei einen Druck auf die am hintern Körperende gelegene Kiemenhöhle ausgeübt und diese nach und nach auf die rechte Körperseite gedrängt. Damit war der erste Anfang zur Torsion des Eingeweidesackes und zur Verschiebung des Pallialcomplexes gegeben. Durch den Druck der Schale war die linke Seite der Mantelhöhle von vorn herein im Nachtheil gegenüber der rechten. Letztere entwickelte sich daher stärker, und die Kiemenhöhle wurde asymmetrisch. Diese Asymmetrie blieb bestehen, auch nachdem die Mantelhöhle vorderständig geworden war, und sie war die Ursache eines fortdauernd asymmetrischen Wachstums des Eingeweidesackes und führte damit zu dessen schraubiger Aufrollung. Dieser Gedankengang geht 1) von physiologisch undenkbaren Prämissen aus; 2) enthält er Folgerungen, die nicht unmittelbar einleuchten und zuerst erwiesen werden müssten; 3) stimmt die Form der ausgebildeten Schnecken- schale nicht mit ihm überein und 4) widerspricht er den Thatsachen der Ontogenie.

Ad 1. Für physiologisch undenkbar halte ich es, dass bei unserer Stammform die symmetrische, napfförmige Schale so hoch kegelförmig, ähnlich einer *Dentalium*-Schale, auswächst, dass sie schliesslich nach links sich hinüberneigt und dadurch den ersten Anstoss zur Asymmetrie giebt. Der Eingeweidesack jeder Schnecke besitzt in der Schale einen gewissen Spielraum, ausgenommen, wenn sich das Thier gerade vollständig in dieselbe zurückgezogen hat. Wölbt sich nun in der Mediane des Rückens der Eingeweidesack etwas vor, so wird derselbe sofort in der Mediane nach hinten gedrückt, da das Wasser bei der Kriechbewegung stets einen Druck von vorn nach hinten auf die Schale und damit auf den Eingeweidesack ausübt. Dadurch dass die Hervorwölbung nach hinten gepresst wird, übt sie einen Zug auf den Vorderrand des Mantels aus: das Wachsthum und die Drüsenenthätigkeit werden hierdurch angeregt, es wird hier mehr Schalensubstanz ausgeschieden als an den übrigen Partien des Mantel-

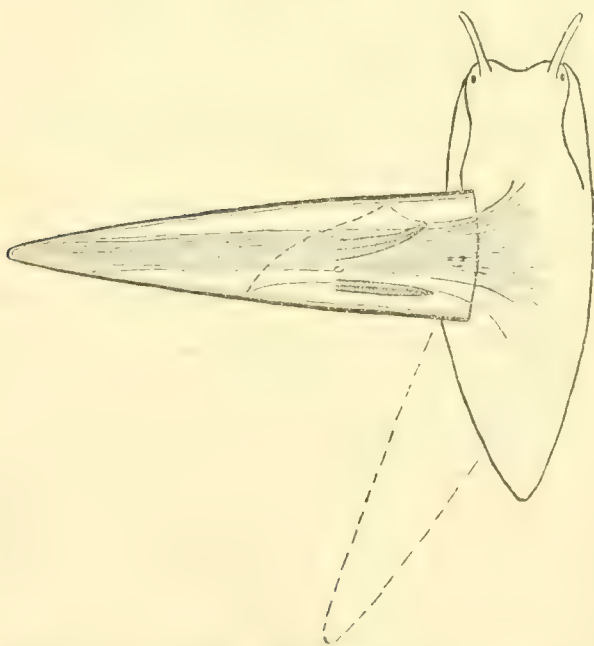
randes, und die Folge ist, dass sich die Schale in ihrer Gestalt jenem Bruchsack anschmiegt, d. h. dass sie einen symmetrischen, etwas nach hinten geneigten Apex erhält. Geht nun dieser Process weiter, d. h. wird jener Bruchsack grösser und grösser, so neigt er sich in Folge

Fig. D.



seiner Schwere nach hinten und unten, die Schale folgt diesem Zuge, und wir erhalten eine symmetrische Schale, die ungefähr der Fig. D entsprechen würde. Schliesslich kann günstigen Falls sogar eine Schale mit scheibenförmiger, nautiloider Aufrollung entstehen, wenn der Druck der innern Organe gegen den Bruchsack zu andauert. Nie und nimmer aber kann eine kriechende Schnecke eine Gestalt annehmen, wie sie LANG in seiner Fig. 561 zeichnet, und die ich in Fig. E copirt habe, bei der also

Fig. E.



eine kegelförmige, dentalien-ähnliche Schale von der Mitte des Rückens sich nach der Seite übergeneigt hat. Selbst wenn wir von jener extremen Lage, wo die Schale rechtwinklig zur Längsaxe des Körpers steht, ganz absehen, so ist schon der Fall, wo die Schale einen Winkel von  $45^{\circ}$  mit der Symmetrieebene bildet (siehe die punktirte Kegellinie Fig. E) undenkbar, weil dieselbe Kraft, welche nach LANG später das Gehäuse in die Mediane zurückbewegt, von Anfang

an wirksam ist und es überhaupt nie zu einem Ueberneigen nach einer Seite kommen lässt. Der Irrthum der LANG'schen Deduction liegt darin, dass er aus einem symmetrisch emporwachsenden Eingeweidesack asymmetrische Bildungen hervorgehen lassen will. Hieraus konnte im günstigsten Falle, wie gesagt, eine scheibenförmige symmetrische

Aufrollung resultiren. Wurde diese nautiloide (aber endogastrische) Schale so schwer, dass die Mantelhöhle in ihrer Function wesentlich gestört wurde, so starb eine solche Form entweder aus, oder das Thier half sich in einer andern Weise, etwa dadurch, dass statt der Ctenidien Circumpallialkiemen entstanden oder dass die linke Kieme auf der linken Seite, die rechte auf der rechten etwas nach vorn rückte. Auch der After wird in diesem Fall etwas zur Seite rücken, und damit wäre eine gewisse Asymmetrie erzielt, aber nicht eine solche, wie wir sie für die Erklärung der Entstehung der Zeugobranchier und der übrigen Prosobranchier nöthig haben.

Ad 2. LANG zieht aus seinen Praemissen Folgerungen, deren Richtigkeit nicht unmittelbar einleuchtet, sondern erst zu erweisen wäre. Angenommen, die hoch-kegelförmige Schale hätte sich schief zur Längsaxe des Körpers nach hinten übergeneigt, etwa im Winkel von  $45^{\circ}$ . Ohne Zweifel hat LANG darin Recht, dass eine solche Schnecke, wenn sie nicht etwa in ihrer Unbeholfenheit dem Untergang geweiht war, allmählich wieder das Gehäuse in die Symmetrieebene stellen, also dieselbe nach hinten und rechts zurückdrehen würde. Hierdurch würde ein asymmetrischer Zug auf die linke Hälfte des vordern Mantelrandes ausgeübt werden, und dieser würde eine leichte Torsion des Eingeweidesackes und der Schale hervorrufen. Die Mantelhöhle würde durch diesen Verschiebungsprocess der Schale um denselben Winkel von  $45^{\circ}$  auf die rechte Seite gedrängt werden, ja im günstigsten Fall vollständig auf die rechte Seite übertreten. Damit wäre jedoch ein Gleichgewichtszustand erreicht, wie er thatsächlich bei vielen Tectibranchiern vorkommt, und der Pallialcomplex würde in dieser Stellung von jetzt an verharren. Auf den vordern Mantelrand wird nun kein asymmetrischer Zug mehr ausgeübt, und damit hört auch jedes asymmetrische Wachsthum auf. LANG hingegen nimmt an, dass es weiter fort dauert, obwohl die primäre causa efficiens aufgehoben ist, eine Annahme, die doch nicht so ohne Weiteres acceptirt werden kann. Mit der LANG'schen Theorie lässt sich also, selbst wenn ihre Voraussetzungen richtig wären, höchstens der Bau solcher Gastropoden erklären, deren Mantelhöhle seitenständig ist. Ebenso unzureichend ist die LANG'sche Erklärung der schraubigen Aufrollung des Eingeweidesackes. Wenn er sagt: „die Asymmetrie des Pallialcomplexes und der Mantelhöhle blieb auch nach der definitiven Ordnung der Lageverhältnisse der Schale und des Pallialcomplexes der Prosobranchien bestehen, d. h. das asymmetrische Wachsthum und damit die fort dauernde Aufrollung des Eingeweidesackes

und der Schale in einer rechtsgewundenen Spirale blieb bestehen“, so ist dieses „das heisst“ doch zunächst noch zu beweisen und keineswegs von selbst einleuchtend. Die Aufrollung hängt von der Gestalt der Mantelhöhle gar nicht ab, sondern nur von der Intensität des Höhenwachstums an den einzelnen Punkten des Mantelrandes. Bei *Planorbis* ist die Mantelhöhle asymmetrisch, die Aufrollung nahezu symmetrisch. Bei *Siphonaria* ist die Mantelhöhle stark asymmetrisch, die Schale fast vollständig symmetrisch. Wie verschieden ist allein die Aufrollung in der Gattung *Helix*, obwohl die Mantelhöhle und ihre Asymmetrie im Wesentlichen bei allen Arten die gleiche ist.

Ad 3. Die Form der ausgebildeten Schneckengehäuse passt nicht zu der LANG'schen Theorie. Nach dieser sollte man erwarten, dass jede Schneckenschale mit einer kleinen geraden Spitze begänne, entsprechend der kegelförmigen Anlage, durch deren Drehung die Aufrollung bewirkt wird. Nun zeigt aber schon der Nucleus jeder Schneckenschale eine sehr deutliche Windung, die schon so früh auftritt, dass man oft eine 20fache Vergrößerung nöthig hat, um sie deutlich zu sehen.

Ad 4. Die ontogenetischen Thatsachen stimmen nicht zu der LANG'schen Theorie. Auf einem frühen Stadium wölbt sich die Dorsalfläche des Embryos hervor, was mit der Anlage jener thurmformigen Verlängerung des Eingeweidesackes, von der LANG ausgeht, verglichen werden kann. Aber diese Hervorwölbung wächst nicht gerade aus und neigt sich nicht nach links hinüber, um allmählich sich wieder in die Symmetrieebene zu stellen, sondern sie krümmt sich schon sehr früh spiralig zusammen, weshalb denn auch der Nucleus gewunden ist.

---

Aus dem Gesagten geht, glaube ich, zur Genüge hervor, dass der LANG'sche Ideengang nicht befriedigt, sondern dass die Erklärung der Asymmetrie des Schneckenkörpers und der Aufrollung des Eingeweidesackes durch einen mechanisch wirkenden und der Selection unterstellten Factor noch ein Desiderat ist. Nach LANG haben sich FISCHER u. BOUVIER (11) mit demselben Thema beschäftigt und eine interessante Zusammenstellung von conchyliologischen Thatsachen gegeben. Hinsichtlich der theoretischen Erklärung acceptiren sie vollständig die Grundgedanken der LANG'schen Theorie, welche sie als „très rationelle et conforme aux faits jusqu'ici connus“ bezeichnen. Nur hinsichtlich der Entstehung der Aufrollung sind sie anderer Meinung und wollen

dieselbe durch die Wirkung des Columellarmuskels erklären. Da ich die LANG'schen Auseinandersetzungen zurückgewiesen habe, so brauche ich auch auf die weiteren Ausführungen von FISCHER u. BOUVIER nicht einzugehen. Einige specielle Punkte sollen weiter unten berücksichtigt werden.

Auch PELSENEER scheint das Unzureichende der bisher besprochenen Hypothesen gefühlt zu haben, denn in seiner ausgezeichneten Arbeit (1, p. 126 ff.) über die Verwandtschaftsbeziehungen der Opisthobranchier bespricht er die Entstehung der Aufrollung und der Asymmetrie. Ich stimme mit seinen Ausführungen nicht überein und möchte ihm Folgendes entgegenhalten.

1) Die erste Verschiebung, welche der After und in manchen Fällen die Mantelhöhle beim Embryo erfährt, kann man eine „torsion ventrale“ nennen, denn thatsächlich nähern sich Mund und After einander, nur muss man sich darüber klar sein, dass sie durch ein dorsales Auswachsen des Körpers hervorgerufen wird.

2) Dieser dorsale Auswuchs, welcher die erste Anlage des Eingeweidesackes darstellt, krümmt sich fast in allen Fällen sofort spiralig zusammen, wobei er sich ventralwärts und nach rechts (bei rechts gewundenen Arten) hinüberneigt. Beispiele:

*Paludina* (ERLANGER, in: Morph. Jahrb., V. 17, 1891, tab. 21, fig. 7).

*Vermetus* (SALENSKY, in: Arch. Biologie, V. 6, 1887, tab. 26, fig. J', K').

*Nassa* (BOBRETZKY, in: Arch. mikr. Anat., V. 13, 1877, tab. 9, fig. 22).

*Fusus* (ibid., tab. 11, fig. 70, 71).

Verschiedene Abbildungen bei FISCHER (20).

Die exogastrische Aufrollung in der Medianebene nach vorn, wie sie für *Fissurella* und *Patella* angegeben wird, lässt sich nicht als Norm ansehen, weil in der Mehrzahl der Fälle der Eingeweidesack sich asymmetrisch nach rechts und etwas ventralwärts wendet. Bei *Fissurella* scheint die exogastrische Krümmung eine rein larvale Erscheinung zu sein, denn sie spielt sich ab, noch ehe das Velum seine grösste Entfaltung erreicht hat, und macht auch sehr bald der normalen endogastrischen Torsion Platz. Die Abbildung von *Patella*, auf die PELSENEER sich stützt (PATTEN, 19, fig. 58) macht einen geradezu pathologischen Eindruck, denn zwischen Körper und Schale befindet sich ein grosser leerer Raum. Jedenfalls können diese zwei verein-

zelten Fälle, so lange nicht neue Untersuchungen vorliegen, allein nicht als beweiskräftig gelten.

3) Eine „torsion latérale“ des Eingeweidesackes um  $180^\circ$ , so dass die Ventralfläche zur dorsalen wird und umgekehrt, kommt ausser bei *Fissurella* und *Patella*, bei denen sie die Folge jener abnormen exogastrischen Krümmung ist, nirgends vor, kann daher auch nicht als Gesetz gelten. Die spiralige Aufrollung des Eingeweidesackes der Schnecken kann ebenso wenig aus solchen vereinzelt ontogenetischen Erscheinungen erklärt werden.

Endlich hat GROBBEN (12) einige kurze, hierher gehörige Bemerkungen gemacht, leider ohne sie näher zu begründen. Die erste Veranlassung zur Erhebung des Eingeweidesackes sieht er in der Ausdehnung der Mantelhöhle in die Höhe. Er steht im Uebrigen auf dem Boden der LANG'schen Theorie und betont namentlich, dass die Asymmetrie der Torsion mit der Rechtsdrehung des Mantelcomplexes zusammenhängt.

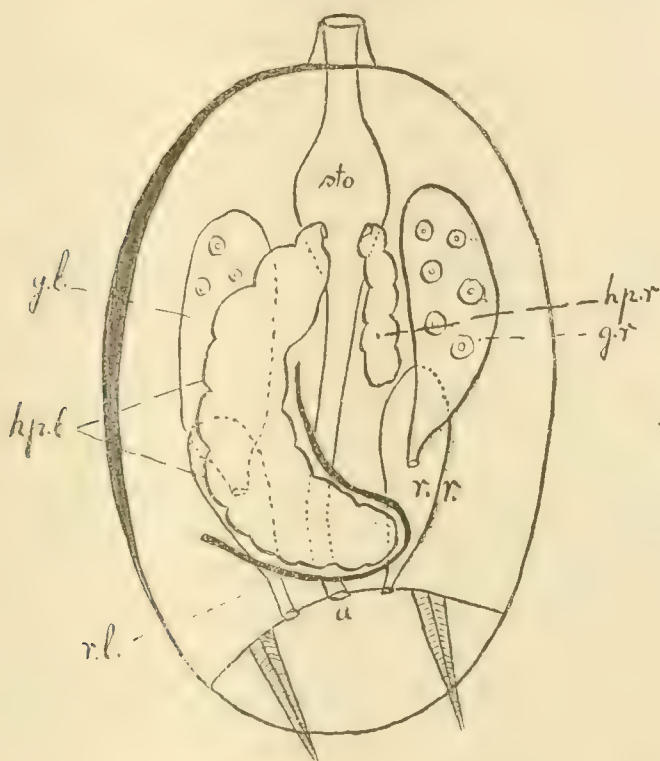
---

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass wir noch weit entfernt sind von einer befriedigenden Erklärung der Entstehung der Prosobranchier. SPENGLER hat zwar die Grundrichtung aller derartigen Bemühungen festgelegt und BÜTSCHLI durch den Hinweis auf das asymmetrische Wachsthum des Mantels im Laufe der Ontogenie ein wichtiges Moment in die Betrachtungsweise eingeführt, aber darüber hinaus sind alle Versuche, einen in der Phylogenie auftretenden, mechanisch wirkenden Process als Ursache der Palléalverschiebung und der Aufrollung heranzuziehen, gescheitert. Ich gehe daher jetzt dazu über, meine eigenen Ideen über dieses Problem den Fachgenossen zur rücksichtslosen Kritik zu unterbreiten.

Ich habe oben gezeigt, dass bei den Chitonen neben der in allen übrigen Organen auf das vollkommenste ausgesprochenen Symmetrie im Bau der Leber eine auffallende Ungleichheit auf beiden Körperseiten vorhanden ist. Die linke Leber ist ein sehr grosses Organ, während die rechte viel kleiner ist; erstere hat eine mehr ventrale, letztere eine mehr dorsale Lage. Diesen Befund mache ich zum Ausgangspunkt meiner Erörterungen und nehme an, dass eine ähnliche Asymmetrie sich auch bei den Praerhipidoglossen in den Leberdrüsen allmählich entwickelte. Da die Chitonen in Anpassung an die Brandungszone einen breiten Saugfuss und eine niedrige Körpergestalt annahmen, so breitete sich die linke Leber bei ihrer allmählichen Grössen-

zunahme in der ventralen Hälfte der Leibeshöhle zwischen den Darm-  
schlingen aus, während in der dorsalen die beiden Gonaden zu einem  
Geschlechtsorgan verschmolzen. Bei den Praerhipidoglossen hingegen

Fig. F.



dehnte sich die linke Leber dorsalwärts gegen die zarte nachgiebige  
Rückenhaut aus, denn die Fussohle konnte sie der festen Unterlage  
wegen nicht hervorstülpen; sie legte sich dabei über das linke Genital-

Fig. Fa.

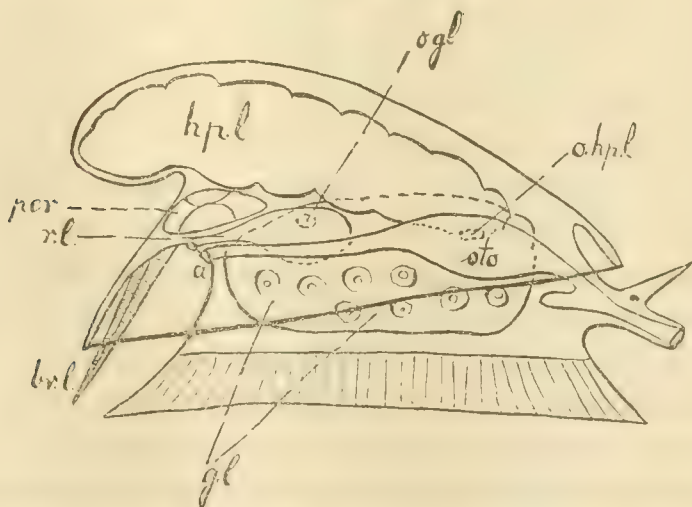


Fig. F u. Fa. Praerhipidoglosse Urform mit beginnendem Eingeweidebruchsack.

organ hinüber und drückte dieses gegen die Fusssohle hinab. So entstand die ventrale Lage der linken Gonade, der einzigen, welche sich bei den Gastropoden (mit Ausnahme einiger Zeugobranchier: *Cemoria*, vielleicht auch der Pleurotomarien) erhalten hat und die später durch die Torsion auf die rechte Körperseite verlagert wurde. Mit zunehmender Grösse der linken Leber entstand auf der linken hintern Hälfte des Rückens ein Bruchsack, welcher sich zur Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts ein wenig nach rechts krümmte. Damit war die erste Anlage des Eingeweidesackes gegeben, der also von vorn herein asymmetrisch auftrat, weil er der Ausdruck einer innern Asymmetrie war. Selbstverständlich nahm er wegen des bei der Kriechbewegung sich äussernden Wasserdrucks von Anfang an eine nach hinten geneigte Lage ein. Unsere Stammform hatte sich damit in einen Organismus verwandelt, der durch die Figg. F und Fa in der Ansicht von oben und von der rechten Seite veranschaulicht wird. In Fig. Fa sind nur die linksseitigen Organe eingetragen worden.

Durch diesen asymmetrischen Eingeweidebruchsack wird nun auf den linksseitigen Mantelrand ein viel grösserer Zug ausgeübt als auf den rechtsseitigen, und längs des erstern wird daher die Intensität des Wachstums und der Secretion der Schalendrüsen erheblich gesteigert.

In der Fig. F habe ich dies so dargestellt, dass der Mantelcontour um so dicker gehalten ist, je stärker an der betreffenden Stelle das Wachstum des Mantels und der Schale sein muss. Die Folge wird sein, dass 1) auch in der Schale jener Bruchsack sich abformt, dass also die Schale einen nach rechts gekrümmten Apex erhält, und dass 2) das Längenwachstum des linken mit starker Contour gezeichneten Mantelrandes ein sehr viel grösseres ist als auf der gegenüber liegenden Seite. Es tritt somit das ein, was BÜTSCHLI ausführlich auseinander gesetzt hat: der Mantelcomplex verschiebt sich vom hintern Körperpol nach rechts und vorn, bis er schliesslich die vorderständige Lage erreicht und der Rand der Kiemenhöhle damit selbst zu derjenigen Mantelzone wird, von der das gesteigerte Wachstum ausgeht. Die Figg. G, H, J und Ga, Ha, Ja sollen diesen Verschiebungsprocess und die gleichzeitig zunehmende Aufrollung veranschaulichen. Phylogenetisch hat man sich diese Vorgänge etwa so vorzustellen. Das Stadium G, Ga erhielt sich vielleicht durch zahlreiche Generationen hindurch, bis durch irgend welche Umstände veranlasst die Lebensbedingungen, besonders die der Ernährung, günstiger wurden: unter gleichzeitiger Vergrösserung des Thieres nach allen drei Dimensionen nahm vornehmlich die linke Leber an Masse und Ausdehnung zu. Dadurch wurde das vom linken

Mantelrand ausgehende Höhen- und Längenwachsthum intensiver als an den übrigen Partien desselben, die Folge war eine weitere Verschiebung des Pallialcomplexes und eine etwas stärkere Aufrollung des Eingeweidesackes. So entstand das Stadium H, Ha und im Laufe

Fig. H.

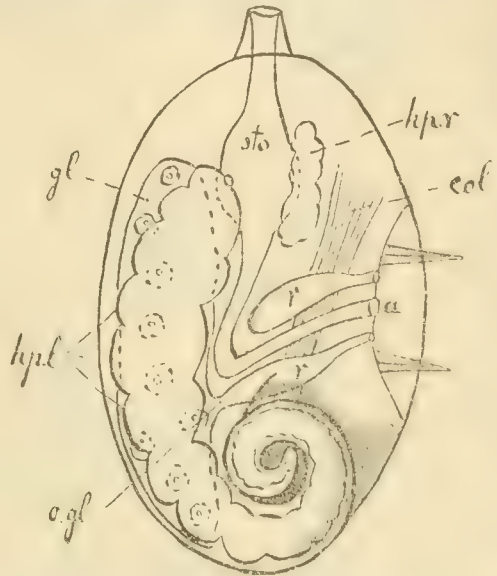


Fig. G.

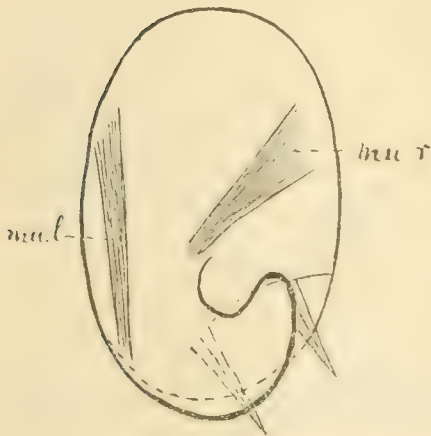


Fig. Ga.

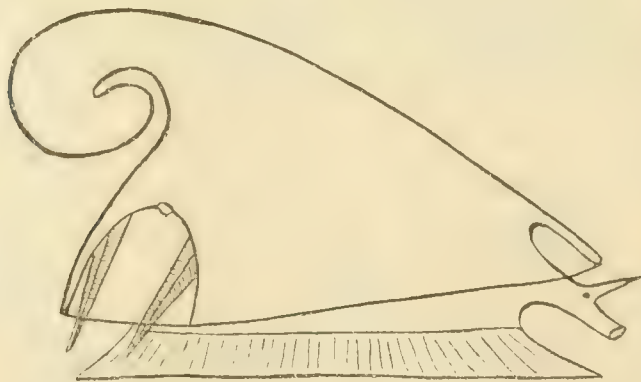
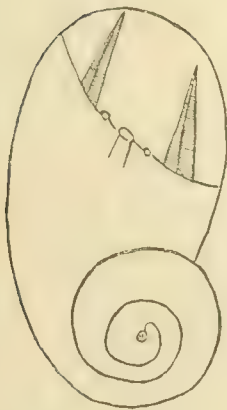


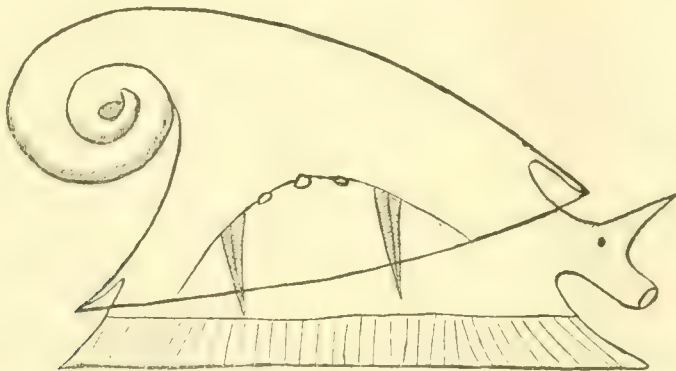
Fig. J.



zahlreicher Generationen dasjenige (J, Ja), welches der definitiven Lagerung bei den Prosobranchiern entspricht. Da wir die Mollusken von Polycladen-ähnlichen Vorfahren ableiten, so steht einer allmählichen Grössenzunahme im Laufe der Stammesgeschichte der Mollusken nichts im Wege, denn die Durchschnittsgrösse der Polycladen steht weit unter derjenigen der Mollusken. Nachdem die Mantelhöhle vorderständig geworden war, konnte natürlich der Aufrollungsprocess durch weiteres Wachsthum der linken Leber ruhig weiter gehen, und er ist in vielen Fällen auch weiter gegangen und hat zu hohen, thurmformigen, mit

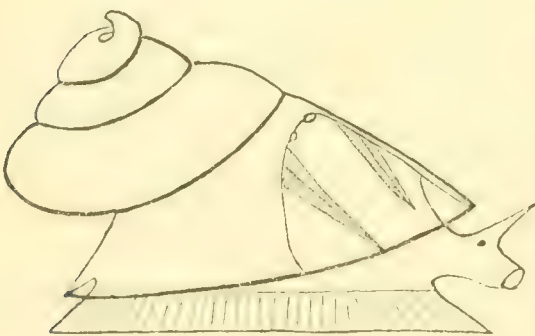
zahlreichen Windungen versehenen Gehäusen geführt. fand dabei auch ein Längenwachsthum des Mantelrandes statt — was nicht unbedingt zu sein brauchte —, so wanderten auch in diesem Fall Theilchen des hintern linken Mantelrandes nach rechts hinüber; aber da sie durch keine besondern Organe ausgezeichnet waren, so fällt diese Verschiebung nicht weiter auf und ändert die Organisation des Thieres nicht merklich.

Fig. Ha.



Mit diesen zunächst rein theoretischen Erörterungen stehen die Befunde der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte im besten Einklang, so dass ich nicht bezweifle, dass auch im Laufe der Phylogenie der Mollusken die Veränderungen so auf einander folgten, wie ich es geschildert habe. Allbekannt ist es, dass überall

Fig. Ja.



dort bei Schnecken, wo eine spirale Aufrollung des Eingeweidesackes stattgefunden hat, es die Leber ist, welche denselben zum weitaus grössten Theil bildet.

Die Geschlechtsorgane oder Theile des Darmcanals, welche häufig in den Eingeweidesack mit hineingezogen werden, stehen an Masse stets der Leber weit nach und können höchstens

dazu beitragen, den von der Leber ausgehenden Zug zu verstärken, nicht aber ihn irgendwie umzugestalten oder aufzuheben. Wo zwei Leberdrüsen vorhanden sind, ist es bei rechts gewundenen Schnecken die linke, bei linksgewundenen die rechte, welche das Gehäuse ausfüllt. Beispiele: *Haliotis* (14, p. 107), *Trochus* (14, p. 128), *Calyptraeen*, *Vermetus*, *Sipho gracilis*, *Buccinum undatum*, *Nassa reticulata* (20, p. 36,

37, 38), *Helix pomatia* (20, p. 44), *Limnaea stagnalis*, *Planorbis corneus*, *Physa fontinalis* (20, p. 55). Die Zahl dieser Belege liesse sich noch leicht vervielfachen. Bei einer Anzahl von rechts gewundenen Schnecken ist die Sache noch frappanter. H. FISCHER (20) hat in seiner wichtigen Arbeit über die Leber der Gastropoden gezeigt, dass die Leber sich immer paarig anlegt, dass aber bei rechts gewundenen Schnecken die linke, bei links gewundenen die rechte Leber sehr früh rascher wächst und daher die grössere wird. Sie ist es auch, welche sofort bei Anlage des Eingeweidesackes in diesen übertritt, so dass in der Ontogenie die Grössenzunahme der Leber zusammenfällt mit der Aufrollung des Eingeweidesackes. In vielen Fällen bildet sich schliesslich die kleine rechte Leber vollständig zurück: *Paludina vivipara*, *Rissoa membranacea*, *Pachychilus lacustris*, *Semisinus ruginosus*, *Cerithium scabrum*. In andern Fällen ist zuerst die linke Leber die grössere und diejenige, welche ausschliesslich den Bruchsack bildet, hinterher wächst aber auch die rechte stärker, so dass beim ausgebildeten Thier die Grössendifferenz zwischen beiden Drüsen nur unbedeutend ist: *Sipho gracilis*, *Buccinum undatum*, *Nassa reticulata*. Noch eigenthümlicher sind die Verhältnisse bei *Littorina obtusata*: die linke Leber ist zuerst die grössere und stülpt den Eingeweidesack vor (20, tab. 11, fig. 26). Sie zieht dabei die rechte kleinere Leber mit sich, und beide Drüsen legen sich nun so fest an einander, dass sie wie eine einzige wirken und auch beide gleich weit in dem Gewinde des Gehäuses emporsteigen. Bei *Ranella*, *Natica* und *Cassidaria* sind beide Leberdrüsen ebenfalls wie zu einem Organ verschmolzen, und die Duplicität lässt sich nur noch an den Oeffnungen nachweisen; beide zusammen bilden den spiraligen Eingeweidesack. Ein derartiges Verhalten würde gegen meine Ansichten sprechen, wenn uns nicht das Verhalten von *Littorina* eine ungezwungene Erklärung an die Hand gäbe. Wird die Schale secundär wieder zurückgerollt durch Anpassung an das Felsenleben, so können natürlich auch beide Leberdrüsen wieder gleich gross werden (*Cemoria*, 14, tab. 12, fig. 132rL, lL); aber in manchen Fällen zeigt sich selbst dann noch das ursprüngliche Uebergewicht der linken Leber: *Fissurella crassa* (HALLER, 14, p. 103).

---

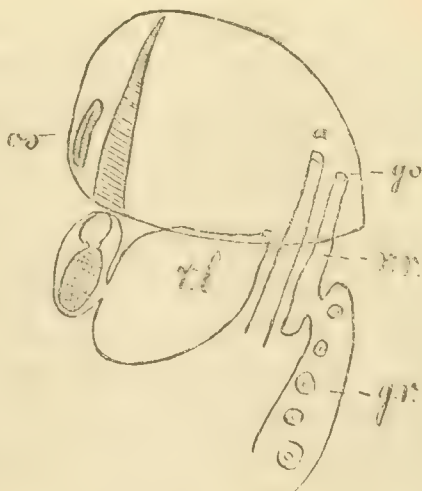
Im Vorstehenden glaube ich für die wichtigsten Umgestaltungen, welche von den Praerhipidoglossen zu den Prosobranchiern hinführten: die ventrale Verlagerung des ursprünglich linksseitigen Genitalorgans, die Verschiebung des Pallialcomplexes nach vorn (Chiastoneurie) und die spiralige Aufrollung des Eingeweidesackes eine ungezwungene Erklärung gegeben zu haben, welche mit den zur Zeit bekannten Thatsachen der Anatomie und der Entwicklungsgeschichte harmonirt. Aus diesem Erklärungsversuch ergibt sich auch die Antwort auf eine mehrfach aufgeworfene Frage: Existirt eine nothwendige Uebereinstimmung zwischen der Asymmetrie der Schale und derjenigen der Organe? Da die Aufrollung des Eingeweidesackes und die Verschiebung der Mantelhöhle durch dieselbe Ursache, das intensive Wachsthum der einen Leberdrüse, bedingt werden, so muss ein nothwendiges Wechselverhältniss zwischen beiden bestehen. Es ist unmöglich, anzunehmen, dass sich der Pallialcomplex von links nach rechts verschieben konnte, während gleichzeitig der Eingeweidesack von der rechten Körperseite sich nach links hinüberbog und zu einer links gewundenen Schale wurde. Der Sinn der Drehung der Eingeweidesackspirale bei ihrer ersten Entstehung und der Sinn der Pallialverschiebung sind stets identisch. Wird daher bei einer *Helix pomatia* individuell und teratologisch die rechte Leber zur grössern, so wird das Thier links gewunden, und der After liegt vorn auf der linken Seite. FISCHER u. BOUVIER haben derartige teratologische Fälle zusammengestellt: stets ist eine inverse Schalenwindung mit einer inversen Organorientierung verbunden.

Betrachten wir uns die Fig. J, so leuchtet sofort ein, dass drei Fälle hinsichtlich der Aufrollung der Spirale des Eingeweidesackes denkbar sind. 1) Die Spirale kann sich bei zunehmender Windung mit ihrer Spitze immer weiter nach oben, dorsalwärts, erheben; dann entsteht ein rechts gewundenes Gehäuse. 2) Sie kann sich scheibenförmig aufwinden: rechts scheibenförmig gewundenes Gehäuse. 3) Die Spitze der Spirale kann sich bei der Aufrollung immer mehr ventralwärts, gleichsam gegen die Unterlage des Thieres zu, senken: dann entsteht ein links gewundenes Gehäuse. Will man dieses mit „negativ-rechts“ oder „ultra-rechts“ bezeichnen, nun wohl; dies ändert nichts an der Thatsache, dass ein solches Gehäuse, welches jeder Conchyliologe auf den ersten Blick für links gewunden erklärt, ein rechts asymmetrisches Thier enthält. Stellt man die Frage daher so, wie ich es oben, dem Beispiel von FISCHER u. BOUVIER folgend, gethan habe: existirt eine nothwendige Uebereinstimmung zwischen der Asym-

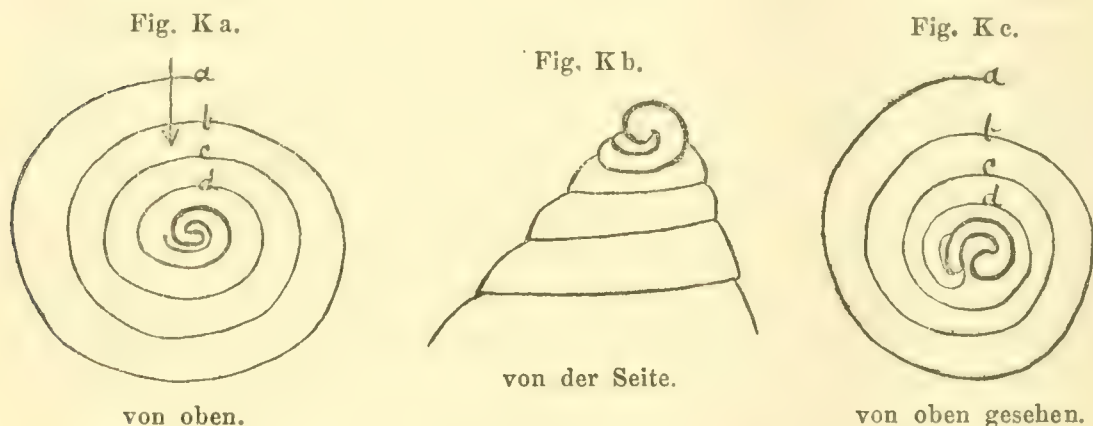
metrie der Schale und derjenigen der Organe? so ist diese Frage, wie jene Autoren ganz richtig ausgeführt haben, zu verneinen. — Es sei hier noch hervorgehoben, dass sich der sub 3) erwähnte Fall bei kriechenden Schnecken nur äusserst selten bilden kann, weil ja sonst die Spira gegen die Unterlage stossen würde. Anders aber bei schwimmenden Formen, und so erklärt es sich, dass ultra-gedrehte Schnecken besonders häufig unter den Pteropoden und Heteropoden sind. Bei kriechenden Formen ist jener Fall nur möglich, wenn die Aufrollung nahezu in einer Ebene erfolgt, und daher finden wir, wie schon JHERING hervorgehoben hat, ultra-gedrehte kriechende Schnecken nur in solchen Gattungen und Familien, in denen auch *Planorbis*-artige Gehäuse beobachtet werden. Endlich giebt es noch eine secundäre Asymmetrie im Schneckenkörper, die weder mit der Aufrollung, noch mit der Verschiebung des Mantelcomplexes direct zusammenhängt. Bei Monotocardiern z. B. geht die rechte Kieme verloren: dies hat zur Folge, dass die linksseitigen Organe den zur Verfügung stehenden Raum möglichst ausnutzen und der After ganz nach rechts, die Kieme ganz nach links verschoben wird. Durch secundäre Asymmetrie wandelt sich die rechte Niere der Monotocardier zum Ausleiter der Geschlechtsproducte um. Die Fälle primärer, durch die Aufrollung und die Pallialverschiebung hervorgerufener Asymmetrie (z. B. die Chiasmoneurie), lassen sich nur theoretisch, durch Analyse, von den Fällen secundärer Asymmetrie unterscheiden. Spricht man allgemein von der Asymmetrie des Schneckenkörpers, so wird keine vollständige Uebereinstimmung zwischen dieser und der Schalenaufröllung sich feststellen lassen. Richtiger ist es, die Frage so zu formuliren: Welche Asymmetrieverhältnisse sind Hand in Hand mit der Aufrollung entstanden und welche nicht?

Wenn ich oben sagte, dass der Sinn der Drehung des Eingeweidesackes bei seiner ersten Entstehung und der Sinn der Pallialverschiebung stets identisch sein müssen, so scheint dies im Widerspruch damit zu stehen, dass einige Turritelliden (Gattung *Mathilda*) und Pyramidelliden (*Odostomia*, *Eulimella*, *Turbonilla*), ferner gewisse Opisthobranchier (*Actaeon*, *Tornatina*, *Actaeonina*) und Pulmonaten (*Me-*

Fig. K.



*lampus*) in einzelnen Arten einen Nucleus aufweisen, welcher invers gedreht ist zu dem übrigen Gehäuse (FISCHER u. BOUVIER, 11, p. 141). Solche Gehäuse werden „heterostrophe“ genannt. Der Nucleus ist bei ihnen links gedreht, die übrigen Windungen aber sind entsprechend der Anatomie des Thieres rechts gedreht (oder umgekehrt). Dieses auf den ersten Blick sehr befremdliche Verhalten erklärt sich, wie ich glaube, in der folgenden Weise. Bei allen diesen Arten finden wir sehr zahlreiche, eng an einander anschliessende Windungen an der Spitze des Gehäuses, wie ich dies in Fig. Ka schematisch angedeutet habe, wo auch zugleich die Embryonalwindung durch stärkern Druck hervorgehoben ist.



Angenommen, dass sich diese zahlreichen Windungen während der Ontogenie sehr rasch anlegen, während der Nucleus noch von einer wenig verkalkten, nachgiebigen Embryonalschale bedeckt wird, so werden diese Windungen (*a, b, c, d*) von vorn nach hinten in der Richtung des Pfeils einen Druck ausüben, der sich bis auf die Embryonalwindung fortpflanzen muss. Ist derselbe genügend stark, so wird er die Embryonalwindung zunächst aufrichten (Fig. Kb, von der Seite gesehen) und dann nach der entgegengesetzten Seite hinüberklappen (Fig. Kc) und so das in den oben genannten Gattungen bei vereinzelt Arten vorkommende Verhalten erzeugen: der Nucleus ist links gewunden, biegt aber plötzlich in die rechts gedrehten übrigen Windungen um. Nun kommen derartige Zwischenstadien mit nautiloid aufgerichtetem Nucleus in der That vor. Die Fig. Kb ist nach einem in der Berliner Sammlung befindlichen Exemplar von *Tornatina canaliculata* WILLATZ entworfen worden. Ebendasselbst habe ich auch unter zahlreichen Exemplaren von *Melampus coffea*, bei welcher Art der Nucleus in der Drehung mit dem Gehäuse noch übereinstimmt, ein-

zelte Individuen gefunden, bei denen sich der Nucleus schon senkrecht aufgerichtet hatte. Nach FISCHER u. BOUVIER (p. 142) soll ferner die Embryonalschale von *Lamellaria* nautiloid, das eigentliche Gehäuse aber schraubig-spiralig sein. Bei dieser Gattung finden sich freilich nur wenige Windungen, aber dafür ist die Schale eine innere, und wir können annehmen, dass der Druck des Mantels von vorn nach hinten die Aufrichtung des Nucleus bedingte. Jene zahlreichen Windungen der oben genannten Formen können natürlich nur dann einen Druck auf den Nucleus ausüben, wenn sie selbst noch nicht von einer starren, unbiegsamen Kalkhülle eingeschlossen werden. Bei vielen Pyramidelliden ist nun bekanntlich die Spitze der Spira leicht verbogen, wodurch das Gehäuse ein merkwürdiges, man möchte sagen pathologisches Aussehen erhält. Sie folgt offenbar dem Zug der Schwere, weil sie verhältnissmässig kalkarm und biegsam ist. Die Gattung *Melampus* resorbiert, ohne Zweifel aus Mangel an Kalk, während sie heranwächst, die zuerst im Innern des Gehäuses angelegten Scheidewände. Wir können demnach annehmen, dass auch die ersten Windungen relativ kalkarm und weich sein werden. — Der inverse Nucleus der besprochenen Gattungen erklärt sich also aus Besonderheiten der Ontogenie (rasche Bildung zahlreicher Windungen bei schwacher Verkalkung der Schale) und spricht nicht gegen den von mir aufgestellten Satz, dass der Sinn der Aufrollung und der Sinn der Pallialverschiebung identisch sind.

Während die Praerhipidoglossen eine vorderständige Mantelhöhle erwarben, mussten eine Reihe von Umgestaltungen eintreten, zu deren Besprechung ich mich jetzt wende.

1) Die Mantelhöhle der Praerhipidoglossen war unserer Annahme zu Folge nicht tief. Sie konnte dies nicht sein wegen des Druckes der über ihr liegenden Organe. Dieses Verhältniss blieb im Wesentlichen auch noch unverändert, nachdem die Mantelhöhle seitenständig geworden war (Fig. H, Ha). Erst als sie nach vorn und über den Eingeweiden zu liegen kam, konnte sie sich ausdehnen. Auf meiner Fig. J, Ja ragen daher die Spitzen der Kiemen nicht mehr frei aus der Mantelhöhle heraus, und diese ist im Vergleich zu den Figg. G und H grösser gezeichnet. Bei den meisten Opisthobranchiern, welche durch Zurückdrehung der Mantelhöhle unter allmählicher Rückbildung der Aufrollung aus Prosobranchiern entstanden sind, sehen wir daher

auch die Kiemenhöhle sich wieder verkleinern, während sie bei *Actaeon* noch vorderständig und geräumig ist.

2) Mit der Ausbildung einer spiraligen Schale musste die Musculatur derselben sich ändern: aus dem Schalenmuskel, welcher ursprünglich nur dazu bestimmt war, bei Gefahr die napfförmige Schale über das Thier herabzuziehen und gegen die Unterlage zu pressen, wurde ein Spindelmuskel, welcher das Thier in die Schale zurückzieht. Bei den Praerhipidoglossen bestand als Schalenmuskel wahrscheinlich jederseits ein breiter Muskel (*mu* Fig. D), welcher von der Fusssohle senkrecht oder schräg nach hinten geneigt zur Schale emporstieg. Dieser Muskel war nicht hufeisenförmig, wie HALLER (14, p. 143) meint, denn die Mantelhöhle am hintern Körperpol gestattete nicht eine Vereinigung der beiderseitigen Muskeln, und vorn war sie noch weniger möglich. In Uebereinstimmung hiermit sehen wir bei den Dentalien jederseits einen paarigen (hier ist also eine Spaltung eingetreten) Muskel vom Apex bis zum Fuss hinabziehen. Diese Muskeln haben sich in Folge der besondern Körpergestalt etwas dorsalwärts verschoben. Auch bei den Neritaceen kommen noch zwei Spindelmuskeln vor. Mit dem Beginn der spiraligen Krümmung des Eingeweidesackes musste sich nun zunächst der linke Muskel verlängern (Fig. G *mu. l*). Er wurde demnach zum längern Hebel und war als solcher wirkungsvoller als *mu. r*. Dass er sich nun trotzdem nicht zum Spindelmuskel entwickelt hat, lässt sich nur daraus erklären, dass die mächtige Leber und das Geschlechtsorgan der linken Körperseite den hier vorhandenen Raum so vollständig ausfüllten, dass er in seiner weitem Entfaltung gehemmt wurde. Dem rechten Seitenmuskel hingegen standen derartige Hindernisse nicht im Wege, und so wurde aus ihm der Columellarmuskel, der an Stärke bald den linken überflügelte (Fig. H, *col*). Dieser Spindelmuskel wirkte nun weiter auf die rechte Gonade hemmend ein. Jedesmal, wenn er sich zusammenzog, gerieth die rechte Körperhälfte unter stärkern Druck als die linke. Die verhältnissmässig kleine Niere wurde hierdurch wenig beeinflusst, wohl aber das ursprünglich grosse rechte Geschlechtsorgan, welches atrophirte und schliesslich einging. Hierdurch wurde vermuthlich eine compensatorische Vergrösserung der linken Gonade bedingt, die ihrerseits einen Druck auf die linke Leber ausübte, diese weiter in den Eingeweidesack presste und dessen Grössenzunahme veranlasste. In ähnlicher Weise muss der Spindelmuskel auch auf die rechte Leber hemmend eingewirkt haben.

Wir gelangen somit zu einem Organismus, dessen innerer Bau

aus Fig. H zu ersehen ist: auf der linken Körperseite sind das Geschlechtsorgan (*g. l*) und die Leber (*hp. l*) mächtig entwickelt, und letztere setzt sich in den spiraligen Eingeweidessack fort. Die rechte Leber (*hp. r*) hingegen ist klein geblieben. Das rechte Geschlechtsorgan ist in den meisten Fällen verschwunden. Der rechte Spindelmuskel (*col*) ist stark entwickelt, sein Homologon auf der linken Seite schwach oder fehlend. Die beiden Nieren (*r*), welche sich zu beiden Seiten des Afters öffnen, unterscheiden sich dadurch, dass die hintere zur Ausleitung der Geschlechtsproducte benutzt wird.

3) Nachdem nun schliesslich die Mantelhöhle vorderständig und das Nervensystem streptoneur geworden war, hatten sich die Praerhipidoglossen in die Stammformen aller eigentlichen Schnecken verwandelt. Wir wollen sie von nun an im Interesse eines bessern Verständnisses als „Praegastropoda“ bezeichnen. Die Praegastropoda unterschieden sich also von den Praerhipidoglossen durch die vorderständige Kiemenhöhle, durch die Chiastoneurie und dadurch, dass die ursprünglich rechte Gonade und der ursprünglich linke Schalenmuskel in Rückbildung begriffen resp. bei manchen Formen schon verschwunden waren. Die Praegastropoda entwickelten sich nach drei Hauptrichtungen weiter (siehe den Stammbaum am Schluss der Abhandlung) und gaben dadurch den Pleurotomarien, den Patellen und den Trochiden mit sammt den übrigen Schnecken den Ursprung.

a) Die Patellen entstanden durch Anpassung an das Felsenleben und die Gezeitenzone. Hieraus erklären sich die Zurückrollung der Schale bis zur einfachen Napfform, die Ausbildung des Saugfusses und des hufeisenförmigen Schalenmuskels, die Reduction der Kiemenhöhle, der theilweise oder völlige Verlust der Ctenidien und ihr Ersatz durch Circumpallialkiemen. Weshalb das rechte Ctenidium der Praegastropoda in vielen Fällen verloren ging und wir bei den Acmaeen nur noch eine linke Kieme in der Mantelhöhle antreffen, wird weiter unten erläutert werden.

b) Schon unter den ältesten Pleurotomarien finden sich stark gewundene Gehäuse (siehe KOKEN 21, tab. 10, fig. 6). Bei dieser Abtheilung scheint sich also die Aufrollung und damit die Verschiebung des Mantelcomplexes rasch vollzogen zu haben. Die Mantelhöhle lief durch das asymmetrische Stadium, welches ich in Fig. H skizzirt habe, schnell hindurch und stellte sich mit den beiden Kiemen nahezu symmetrisch zur Mediane des Körpers (Fig. J). Die Kiemenhöhle vertiefte sich und zwar, wie noch jetzt die Haliotiden und Fissurellen beweisen, beträchtlich, und Hand in Hand damit trat 1) der After auf

den Mantel selbst über, und 2) bildete sich als Reaction auf den medianen Ausflusstrom des Wassers der Mantelschlitz.

c) Bei denjenigen Praegastropoda, welche zu den Docoglossen und Trochiden wurden, vollzog sich vermuthlich die Verschiebung der Mantelhöhle von der rechten Körperseite nach vorn verhältnissmässig langsam, und hierdurch wurde die Rückbildung der einen Kieme veranlasst. Gehen wir von dem Stadium Fig. H aus und denken wir uns das Thier in kriechender Bewegung nach vorn, so wird das Wasser nicht mehr von der Spitze nach der Basis jeder Kieme entlang fließen und dann mitten zwischen beiden Kiemen die Höhle wieder verlassen können, sondern die Wassercirculation wird eine unregelmässige werden. Nur die vordere Kieme bleibt hierbei unbenachtheiligt. Der Wasserstrom der hintern hingegen wird durch den Druck des Wassers von vorn aufgehoben, und die aus dem After und den Nieren entleerten Schmutztheilchen werden auf die hintere Kieme herabfallen und zum Theil an deren klebriger Oberfläche haften bleiben. Wer einmal gesehen hat, wie vollgepfropft mit Sand und Detritus der lang hin und her gewundene Darm der Patellen ist, welch beträchtliche Mengen von Schmutz demnach die Mantelhöhle passiren müssen, wird diesen Umstand nicht unterschätzen. In eine noch ungünstigere Situation gerieth die hintere Kieme, sobald sie zur rechten vordern wurde und die Mantelhöhle die Stellung wie in Fig. J angenommen hatte. Durch den Wasserdruck von vorn wurden alle Schmutztheilchen, welche das Wasser an sich mitbrachte oder aus dem After empfing, der flachen hintern rechten Ecke der Kiemenhöhle zugeführt und hier aufgespeichert. Dass sich hier eine Kieme nicht erhalten konnte, falls nicht durch einen Mantelschlitz die ursprüngliche Art der Wassercirculation erhalten blieb, leuchtet ein. Bei den Pleurotomariern standen die Kiemen so, wie es in Fig. J gezeichnet wurde. Aus der Lage des Schlitzes geht dies klar hervor. Die Gruppe ist nahezu vollständig ausgestorben, was wohl damit zusammenhängt, dass trotz dieses Schlitzes die Respirationsverhältnisse ungünstig blieben. Nur diejenigen Formen (Fissurellen, Haliotiden), welche ihre Kiemen völlig symmetrisch stellten, und bei denen in Folge mehr sessiler Lebensweise der Wasserdruck von vorn keine Rolle spielte, also der ursprüngliche Modus der Circulation sich nicht veränderte, blieben erhalten. — Der Verlust der rechten Kieme der Praegastropoda beider Acmaeen, Trochiden und den übrigen Prosobranchiern erklärt sich also aus der ungünstigen Stellung, welche sie von Beginn der Pallialverschie-

bung an einnahm. Bei allen diesen Formen finden wir daher die folgende typische Stellung der Mantelorgane (Fig. K): links die linke Kieme, begleitet von einem mehr oder weniger ausgebildeten Geruchsorgan; an der Basis der Kieme liegt das Herz, an dem zugleich mit der rechten Kieme auch der rechte Vorhof verloren gegangen ist; rechts vom Herzbeutel dehnt sich am Hintergrund der Kiemenhöhle die linke Niere aus; darauf folgt nach rechts der After, welcher mehr oder weniger weit auf den Mantel übertritt, und zwar wohl im Zusammenhang mit der allmählichen Vertiefung der Höhle. Auf der rechten Seite des Afters liegt die Oeffnung der rechten Niere, welche zugleich und bei den Monotocardiern ausschliesslich zur Ausleitung der Zeugungsstoffe dient (PELSENEER, 7, p. 130). Diese Organe breiten sich in der Mantelhöhle möglichst aus, wodurch die Kieme ganz nach links, der After ganz nach rechts verschoben wird.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, auf andere Weise die Rückbildung der rechten Kieme verständlich zu machen. LANG nimmt an, dass durch das nach links und hinten geneigte thurmformige Gehäuse der Praerhipidoglossen ein Druck auf die linke Kieme ausgeübt wurde, in Folge dessen sie atrophirte. Da jene Voraussetzung, wie ich oben gezeigt habe, nicht gemacht werden kann, so wird auch dieser Erklärungsversuch hinfällig. — FISCHER u. BOUVIER (11, p. 177, 178) acceptiren die LANG'sche Erklärung für die Opisthobranchier, bei den Monotocardiern aber soll durch die Rechtsaufrollung der Schale die rechte Seite der Mantelhöhle reducirt und die hier befindlichen Organe rückgebildet sein. „Pour nous, la principale cause de sa disparition (nämlich der rechten Kieme) est l'enroulement dextre de la coquille, enroulement qui a eu pour résultat de réduire considérablement le côté droit de la chambre palléale, et par conséquent d'atrophier plus ou moins les organes qui s'y trouvaient renfermés.“ Eine nähere Begründung vermissen wir, und durch diesen Gedanken allein scheint mir das Verständniss nicht erleichtert zu werden. Die Pleurotomarien sind rechts gewunden und besitzen dennoch zwei Kiemen, die Rechtsaufrollung allein kann also die Ursache nicht sein. Aus der rechtsseitigen Lage des Afters bei den Monotocardiern folgt nicht unbedingt, dass die rechte Hälfte der Mantelhöhle „considérablement“ rückgebildet ist. Vielleicht hat sie ihre ursprüngliche Ausdehnung beibehalten; nachdem aber einmal aus andern Gründen die rechte Kieme in Wegfall gerathen war, vertheilten sich die Mantelorgane über den ganzen vorhandenen Raum. Etwas plausibler wird die Sache — und möglicher Weise haben FISCHER u. BOUVIER hieran gedacht —

wenn man annimmt, dass durch den Druck des Spindelmuskels die rechte Kieme benachtheiligt wurde, ähnlich wie ich dies oben für das rechte Geschlechtsorgan ausgeführt habe. Die rechte Kieme der Praegastropoda war durch ihre Stellung hinter dem After und durch den vom Spindelmuskel ausgehenden Druck der linken gegenüber im Nachtheil. Welcher von diesen beiden Factoren der ausschlaggebende war, ob jeder derselben einzeln schon genügt haben würde, die rechte Kieme zum Schwund zu bringen oder ob beide zusammenwirken mussten, lässt sich natürlich nicht entscheiden. Ich räume der Stellung den grössern Einfluss ein, weil der Spindelmuskel wohl auf die im Innern und hinten in der Leibeshöhle liegenden Organe einen starken Druck ausüben konnte, aber schwerlich auf die ausserhalb des eigentlichen Körpers am Mantel befestigte Kieme. Wäre dieser Druck in der That so stark, so hätten auch die Pleurotomarien die rechte Kieme verloren, denn der Mantelschlitz konnte denselben nicht verringern. — Auch HALLER (14, p. 144) erklärt die Rückbildung der rechten Kieme der Trochiden und der Monotocardier aus der Wirkung des Spindelmuskels, aber meines Erachtens in einer ganz unhaltbaren Weise. Er geht aus von dem riesigen, durch Anpassung an das Felsenleben und die Gezeitenzone entstandenen Spindelmuskel, den wir bei *Haliotis* antreffen, und sieht in diesem Monstrum „das erste Stadium des Auftretens eines unpaaren Gehäusemuskels, aus dem sich später der Spindelmuskel entfaltete“. Ich will auf diese merkwürdige Ansicht hier nicht näher eingehen, mir kommt es an dieser Stelle nur darauf an, seine Schlussfolgerungen zurückzuweisen. Bei *Haliotis* ist doch die rechte Kieme noch in bester Ausbildung vorhanden, wenn sie auch etwas kleiner ist als die linke, aber sie ist durch den Druck von rechts nach links doch noch in keiner Weise rückgebildet worden. Wenn nun ein solch enormer Spindelmuskel bei *Haliotis* jene Reduction nicht zu Stande brachte, mit welchem Recht dürfen wir dann annehmen, dass der viel schwächere Muskel anderer Arten diesen Effect hatte? — Ich habe oben schon betont, dass ich die LANG'sche Erklärung der Rückbildung der linken Kieme der Praerhipidoglossen aus allgemeinen Gründen nicht für richtig halte; es sprechen aber auch specielle Gründe gegen sie. Denkt man sich in Fig. II die hintere (d. h. die ursprünglich linke) Kieme mit dem zugehörigen Vorhof hinweg, so bleibt nur die vordere Kieme zurück. Das Herz besteht dann aus einer vordern Vorkammer und einer hintern Kammer, hat also eine prosobranchiate Stellung. Nun liegt aber das Herz bei der Mehrzahl der Opisthobranchier vor der einen Kieme. Wir würden also nur

durch Verlust der vordern, ursprünglich rechten Kieme aus der Fig. H das Verhalten der Hinterkiemer ableiten können. Da hierfür aber keine Gründe sprechen, so bleibt nichts anderes übrig, als die Opisthobranchier von den Prosobranchiern mit einer Kieme durch Zurückdrehung des Pallialcomplexes von vorn nach hinten abzuleiten. Denkt man sich die Mantelhöhle (Fig. K) aus der vorderständigen Lage zurückgedreht auf die rechte Seite, so kommt in der That das Herz vor die Kieme zu liegen.

Die nahen Beziehungen der Opisthobranchier zu den Prosobranchiern sind nun neuerdings von PELSENEER (1) und von BOUVIER (22) durch die Untersuchung von *Actaeon* zur Gewissheit erhoben worden. Da nun andererseits auch die Pulmonaten als ein Seitenzweig der Tectibranchier angesehen werden müssen, so wird es wahrscheinlich, dass auch die primitiven Lungenschnecken mehr oder weniger deutliche Spuren einer ursprünglichen Chiastoneurie werden erkennen lassen. In der That findet sich bei *Chilina* noch eine sehr deutliche Kreuzung der Visceralcommissur, und durch Untersuchung dieser Gattung bin ich schon während meines Aufenthalts in Chile ohne Kenntniss der über *Actaeon* publicirten Literatur zu den gleichen Ideen geführt worden wie PELSENEER und BOUVIER. PELSENEER giebt in seiner grossen Abhandlung (1, p. 77) auch eine kurze Schilderung des Nervensystems und der übrigen Anatomie von *Chilina*, jene Chiastoneurie aber wird von ihm nicht erwähnt, und aus diesem Grunde gehe ich hier auf diesen wichtigen Punkt näher ein. Die Fig. L giebt eine getreue Darstellung des Nervensystems von *Chilina dombeiana*. Sie bedarf nur weniger erläuternder Worte. Von dem linken Pleuralganglion begiebt sich die Visceralcommissur, dicht am Boden der Leibeshöhle liegend, nach hinten und bildet in kurzer Entfernung von dem Pleuralganglion ein mässig grosses Ganglion (*Par*), welches PELSENEER als Subintestinalganglion bezeichnet und das nach ihm dem linken Pleuralganglion unmittelbar anliegen soll. Auf letzteren Punkt will ich nicht Werth legen, obwohl dieses Verhalten für *Chilina dombeiana* sicherlich nicht zutrifft; es ist möglich, dass *Chilina mülleri* hierin verschieden ist. Aber der Deutung dieses Ganglions als Subintestinalcentrum muss ich aus gleich zu erörternden Gründen entgegentreten. Dieses Ganglion ist nach meiner Auffassung eine Neubildung der Pulmonaten und möge als Parietalganglion bezeichnet werden, weil es die linke Körperwand versorgt. Von ihm aus wendet sich die Visceralcommissur nach rechts, tritt unter den linken Retractor des Pharynx hindurch und bildet ein kleines accessorisches Ganglion (*gl*). Sie zieht dann noch etwas weiter

nach rechts zu einem grossen Ganglion (*Sb*), von dem ein starker Nerv abgeht, unter den Columellarmuskel (*mu*) hindurchzieht und dann zunächst Zweige an die Umgebung der Geschlechtsöffnung entsendet. Er begiebt sich weiter unter dem Enddarm hindurch und läuft in dem

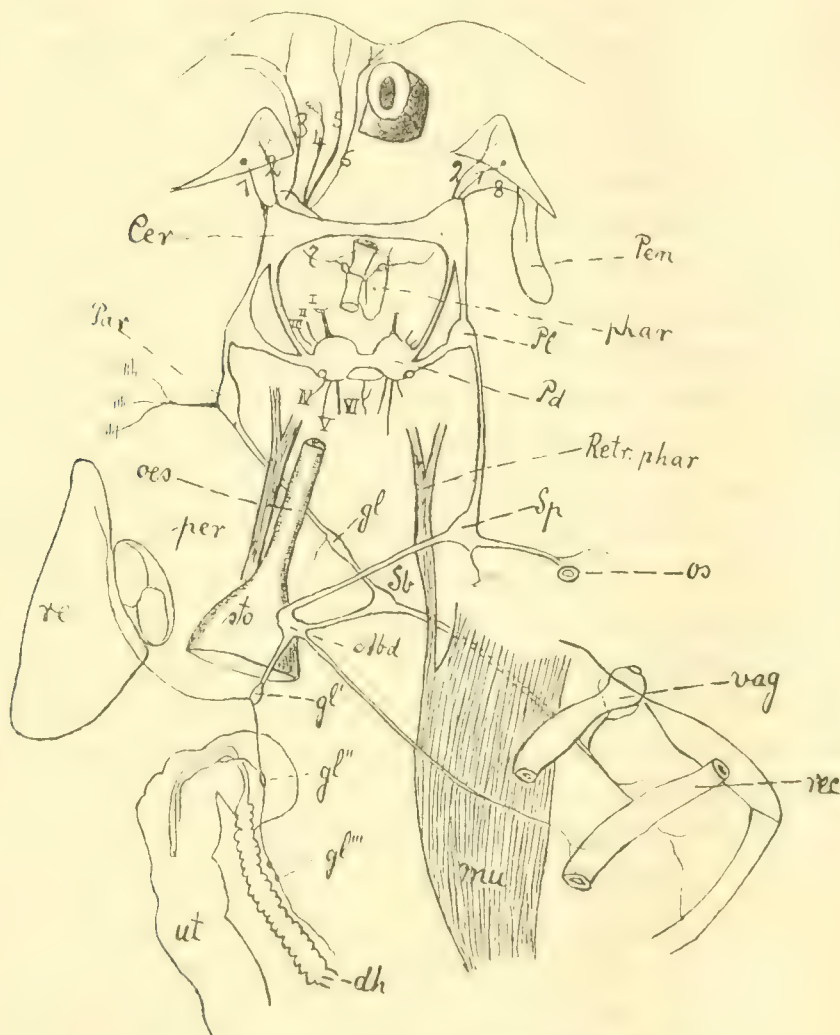


Fig. L. Nervensystem der *Chilina dombeiana*.

Mantelgewebe rechts vom Rectum, also dort, wo bei einer *Fissurella* die rechte Kieme sitzen würde, aus. Dieses Ganglion, welches ich in meiner vorläufigen Mittheilung einfach als linkes <sup>1)</sup> Visceralganglion bezeichnet habe, entspricht dem Subintestinalcentrum der Prosobranchier und möge daher auch so genannt werden. PELSENERER erwähnt dieses Ganglion in seinem Text nicht, auf seiner Abbildung ist das-

1) Linkes Visceralganglion, denn ich dachte mir die Commissur zurückgeklappt und ohne Schlinge wie bei den übrigen Pulmonaten.

selbe jedoch, wenn ich sie recht interpretire, zu sehen, wenngleich nicht in seiner natürlichen Lage. Von hier aus wendet sich die Visceralcommissur schräg nach oben und bildet am Anfang des Magens ein grosses Abdominalcentrum (*Abd*), von dem Nerven an die Niere (*re*), den Herzbeutel (*per*), den Zwittergang (*dh*), den Spermoviduct (*ut*) und an den Enddarm (*rec*) abgehen, sowie dies aus der Zeichnung ersichtlich ist. Die Commissur zieht weiter schräg nach vorn und rechts zur Decke der Leibeshöhle und bildet hier ein grosses Supraintestinalganglion (*Sp*), von dem ein mächtiger Nerv an das rundliche Geruchsorgan (*os*) tritt. Eine ziemlich lange Commissur verbindet das Supraintestinalganglion mit dem rechten Pleuralganglion (*Pl*). — Die Pedalcentren (*Pd*) sind nach meinen Beobachtungen nicht dicht an einander gelagert, wie PELSENEER meint, sondern durch eine deutliche Commissur verbunden. Auch ist eine zarte Parapedalcommissur vorhanden. — Ein Blick auf die Abbildung zeigt, dass die Visceralcommissur eine sehr deutliche achterförmige Schlinge, wie bei den Prosobranchiern, bildet, obwohl das Supraintestinalcentrum mit dem Geruchsorgan schon ganz nach rechts zurückgedreht ist. Der Grund für die Erhaltung der Schlinge ist darin zu sehen, dass das Subintestinalganglion sich noch an seiner ursprünglichen Stelle als gesondertes Centrum erhalten hat. Bei allen übrigen Pulmonaten verschmilzt es mit dem Abdominalganglion, woraus sich das an sich befremdliche Verhalten erklärt, dass das Eingeweidecentrum einen Theil der Mantelhöhle <sup>1)</sup> versorgt, und die Achterschlinge ist dann aufgehoben.

Das Parietalganglion ist eine nur den Pulmonaten eigenthümliche, für sie sehr charakteristische Neubildung. So entstehen die drei typischen Ganglien der Visceralcommissur der Basommatophoren und vieler Stylommatophoren: Parietal-, Abdomino-subintestinal-, Supraintestinalganglion. Auf einer weitern Ausbildungsstufe verschmelzen noch die beiden äussern Ganglien mit den Pleuralcentren, und nur das Abdominalganglion erhält sich gesondert. Endlich bei den höchst stehenden Formen vereinigen sich alle diese Ganglien zu einer einzigen Masse.

Hinsichtlich der Geschlechtsorgane (Fig. M) weiche ich in einem Punkt von PELSENEER'S kurzen Angaben ab: Die Spaltung in Vas

---

1) Beispiele: LACAZE-DUTHIERS, in: Arch. Zool. expér., (1) V. 1, tab. 17, fig. 2. Nerv 3 des Abdominalganglions; tab. 18, fig. 3; tab. 19, fig. 1; tab. 20, fig. 2; — in: Arch. Zool. expér., (2) V. 50, tab. 39, fig. 77, Nerv 5'.

deferens und Oviduct tritt nicht gleich hinter dem Zwittergang (*dh*) ein, sondern es folgt zunächst ein langer, dicker Spermooviduct, über dessen Besonderheiten ich schon früher berichtet habe. Der Genitalapparat ist also primitiver, als es nach PELSENEER erscheint. Richtig ist PELSENEER'S Angabe, dass das Vas deferens noch ganz frei von Drüsen sei. Hierin prägt sich ebenfalls ein primitiver Zustand aus, wie ich dies schon in meiner ersten Mittheilung (5, No. XI) hervor-

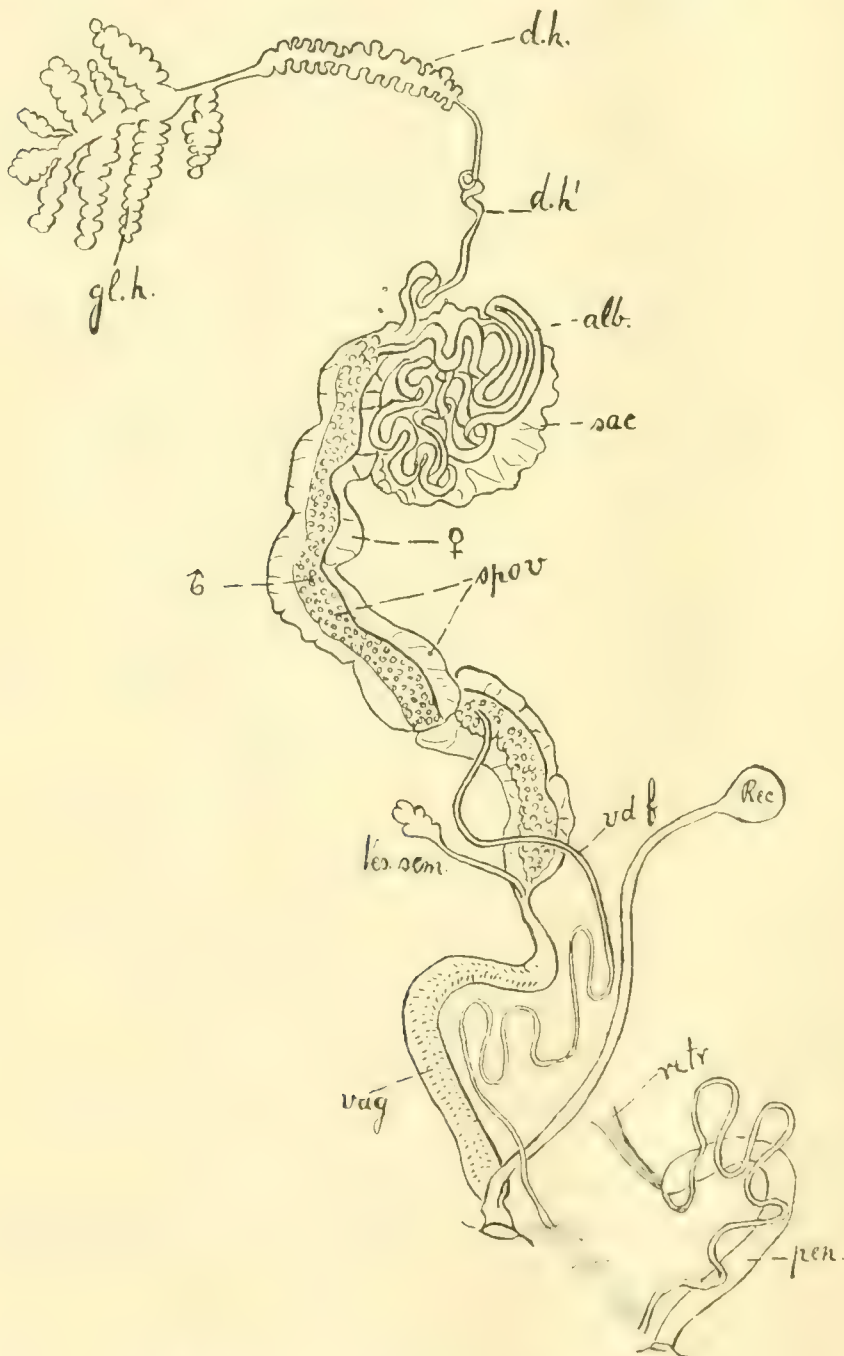


Fig. M. Geschlechtsorgane der *Chilina dombeiana*.

gehoben habe. Die phylogenetische Bedeutung der Chilinen hat PELSENEER richtig erkannt, obwohl ihm gerade der wichtigste Punkt, die Chiastoneurie, verborgen blieb.

Hinsichtlich der Auriculiden weiche ich von PELSENEER's Auffassung etwas ab. Durch die Form des Kopfes (keine Lippensegel), das kleine Athemloch, die Concentration des Nervensystems, die Rückbildung des Kaumagens, die kleinen vordern Tentakel, das Fehlen des Osphradiums, den einheitlichen Kiefer, die Fussdrüse und durch die vornehmlich extramarine Lebensweise vieler Arten neigen die Auriculiden schon so sehr nach der Seite der Stylommatophoren, dass man sie nicht mehr als die allen Pulmonaten gemeinsame Wurzel ansehen kann. Dass sie eine primitive Gruppe sind, ist ganz sicher. Wie *Chilina* hinsichtlich des Nervensystems, so zeigen sie hinsichtlich des Geschlechtsapparats die ursprünglichsten Verhältnisse.

Endlich noch ein Wort über die Oncidien. In meiner frühern Arbeit kam ich zu dem Resultat, „sie stellen einen aberranten Seitenzweig der Stammform der Pulmonaten dar und sind daher trotz einzelner secundärer Modificationen (Verlust der Schale etc.) als primitive Formen anzusehen“. Dieses Ergebniss halte ich auch jetzt noch für richtig, aber tempora mutantur und mit ihnen unsere theoretischen Anschauungen. Wenn ich damals weiter schloss, dass aus ihnen sich zunächst die Basommatophoren, später aber die Stylommatophoren entwickelten, so ist dieser Satz jetzt nicht mehr aufrecht zu erhalten, da wir wissen, dass die Pulmonaten aus prosobranchierartigen Bulliden hervorgingen. Die Oncidien stellen einen Seitenzweig der Stammform dar, bei dem durch Rückaufrollung und schliesslichen Verlust der Schale auch die Mantelhöhle wieder nach hinten wanderte.

Der folgende Stammbaum giebt ein übersichtliches Bild der phylogenetischen Processe, deren Hauptphasen wir in diesem Aufsatz besprochen haben:

---



### Literaturverzeichniss.

- 1) PELSENEER, P., Recherches sur divers Opisthobranches, in: Mém. couronnés publiés pour l'Acad. Roy. de Belgique, 1894.
- 2) BÉLA HALLER, Die Organisation der Chitonen I, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 4, 1882.
- 3) BÉLA HALLER, Die Organisation der Chitonen II, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 5, 1884.
- 4) BÉLA HALLER, Beiträge zur Kenntniss der Placophoren, in: Morph. Jahrb., V. 21, 1894.
- 5) PLATE, L., Mittheilungen über zoolog. Studien an der chilenischen Küste, in: SB. Akad. Berlin, No. I, II: 9. Nov. 1893; No. III—VII: 22. Febr. 1894; No. VIII: 14. Juni 1894; No. IX, X: 25. October 1894; No. XI: 20. December 1894.
- 6) v. MIDDENDORFF, TH., Beiträge zu einer Malacozoologica Rossica, I. Chitonen, in: Mém. Acad. St. Pétersbourg (6) Sc. Nat., V. 6, 1849.
- 7) PELSENEER, P., Introduction à l'étude des Mollusques, in: Mém. Soc. Roy. Malacol. Belgique, V. 27, 1892.
- 8) BÜSCHLI, O., Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, speciell der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten, in: Morph. Jhrb., V. 12, 1887.
- 9) LANG, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie.
- 10) PLATE, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken, II. Die Oncidiiden, in: Zool. Jhrb., V. 7, Abth. Anat., 1894.
- 11) FISCHER, P., et BOUVIER, E., Rech. et considérations sur l'asymétrie des Moll., in: J. Conch., V. 40, 1892.
- 12) GROBBEN, K., Zur Kenntniss der Morph. der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems d. Moll., in: SB. Akad. Wien, Math.-nat. Cl., V. 103, Abth. 1, 1894.
- 13) BOUTAN, L., Rech. sur l'anat. et dével. de la Fissurelle, in: Arch. Zool. expér., (2) V. 3, Suppl., 1885.
- 14) BÉLA HALLER, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobr., Leipzig, Engelmann, 1894.
- 15) PLATE, L., Bau u. Verwandtsch. der Solenoconchen, in: Zool. Jhrb., V. 5, Abth. Anat., 1892.
- 16) RAY LANKESTER, Artikel Mollusca, in: Encyclopaedia Britannica, ed. IX.

- 17) SPENGEL, J. W., Geruchsorgane u. Nervensystem d. Moll., in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1887.
- 18) v. ERLANGER, R., Beiträge zur Entw. d. Gastropoden, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 10, 1891—93.
- 19) PATTEN, Embryology of Patella, in: Arb. Z. Inst. Wien, V. 6, 1886.
- 20) FISCHER, H., Rech. sur la morph. du foie des Gastéropodes, in: Bull. Sc. France et Belgique, V. 24, 1892. Auch erschienen als Thèse de la Fac. des sc. de Paris.
- 21) KOKEN, E., Entw. d. Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias, in: N. Jhrb. f. Min., Geol. u. Pal., V. 6, Beilagebd., 1889.
- 22) BOUVIER, E., Sur la distorsion des Gastéropodes hermaphrodites, in: Compt. rendu sommaire Soc. Philom. Paris, 14 janvier 1893. — ibid. 24 déc. 1892. — Ferner Comptes rend. Acad. Paris, 7 janvier 1893 (citirt nach PELSENEER).

Berlin, Mitte August 1895.

---

*Nachdruck verboten.*  
*Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Tänien der Amphibien.

Von

**Dr. Otto Fuhrmann,**

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Basel.

Hierzu Tafel 16.

---

Es ist eine auffallende Thatsache, dass die Tänien dieser Thier-  
classe, die doch durch ihre vermittelnde Stellung zwischen Süsswasser-  
thieren und eigentlichen Landthieren eine eben solche Stellung ihrer  
Cestoden vermuthen lässt, noch nicht der Gegenstand einer eingehenden  
Untersuchung geworden sind. Es mag dies darin seinen Grund haben,  
dass bis jetzt nur eine einzige Tänie aus Amphibien bekannt wurde  
und diese eine nicht gerade häufig zu finden ist.

STILES u. HASSALL (1894) führen zwar in ihrem Catalog amerika-  
nischer Parasiten drei *Taeniae spec.* aus *Acris gryllis*, *Hyla pickeringii*  
und *Rana calamitans* an; ob diese als nicht bestimmte *Taenia dispar*  
oder als nicht beschriebene neue Amphibientänien zu betrachten, ist  
aus dem gegebenen Verzeichniss nicht zu ersehen.

## *Taenia dispar* GOEZE (Fig. 1—15).

DIESING (1864) führt in seiner „Revision der Cephalocotyleen“  
zahlreiche Autoren, wie AGASSIZ, LEIDY, POLONIO u. a. an, die diese  
Tänie in verschiedenen Wirthen gefunden; doch nur VAN BENEDEN und  
O. SCHMIDT haben sie eingehender untersucht, konnten aber wegen  
der damals noch sehr mangelhaften technischen Hilfsmittel nur sehr  
Weniges über ihren anatomischen Bau eruiren.

VAN BENEDEN (1853 und 1861) fand als Erster *Taenia dispar*,  
die schon lange aus dem Salamander bekannt war, in *Rana temporaria*.  
Er beschreibt und bildet das Wassergefässsystem und die Eier mit

doppelter Schale ab und macht ferner interessante Beobachtungen über den sechshackigen Embryo.

OSCAR SCHMIDT (1855) erhielt sein reiches Material ebenfalls aus *Rana temporaria*. Auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen kam er zu höchst sonderbaren Resultaten, wie dies deutlich aus dem Titel der Arbeit „Ueber den Bandwurm der Frösche, *Taenia dispar*, und die geschlechtslose Fortpflanzung seiner Proglottiden“ zu ersehen ist. Wie VAN BENEDEN hat auch O. SCHMIDT vier Längsstämme des Wassergefässsystems gesehen, die bei jungen Strobilaketten, an welchen das Endglied noch vorhanden, in eine contractile Blase einmünden.

SCHMIDT sah ferner, dass die Längsgefässe nicht aus einem Ringgefäss entspringen, sondern im Kopf mehrere Anastomosen bilden. Wie weit die angegebenen Verhältnisse mit meiner Untersuchung übereinstimmen, wird sich bei der Beschreibung des Wassergefässsystems zeigen. Die Deutung des Geschlechtsapparats ist unrichtig, was sich durch die fast vollkommene Undurchsichtigkeit der betreffenden Tänie leicht erklärt. In der Beschreibung der Eier und ihrer Cysten stimmt SCHMIDT mit VAN BENEDEN überein.

Die zahlreichen Fütterungsversuche, die er an kothfressenden Käfern angestellt, misslangen ihm vollständig, doch glaube ich, dass diese oder vielleicht aber auch eine Schnecke die Zwischenwirthe der Tänie sein werden.

Die Zahl der bekannten Wirthe von *Taenia dispar* ist eine grosse, sie scheint sowohl bei den geschwänzten als ungeschwänzten Batrachiern fast allgemein verbreitet zu sein. VON LINSTOW führt in seinem „Compendium der Helminthologie“ als Wirthe an: *Salamandra atra* LAUR., *Necturus maculatus* RAF., *Rana temporaria* LIN., *R. pipiens* GMEL., *Pelobates fuscus* WAGL., *Bufo vulgaris* LAUR., *Bufo americanus* LECONTE, *Bufo viridis* LAUR., *Hyla arborea* CUV. In allen diesen Thieren fand sie sich im Darm. WRIGHT fand *T. dispar* in *Rana halecina*, hier ausser im Darm auch in grosser Zahl „in the body cavity between the viscera“.

STILES u. HASSALL (1894) in ihrem Preliminary catalogue of the parasites etc. fügen den bereits bekannten Wirthen noch *Bufo lentiginosus* bei. Mir selbst stand ein reiches, leider ausschliesslich aus ausgewachsenen Exemplaren bestehendes Material zur Verfügung, das ich einestheils durch die Güte des Herrn Dr. M. JAQUET in Genf erhielt, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

Die sehr grossen Exemplare stammten aus einer *Rana spec.* von Algier und waren sehr sorgfältig in Sublimat conservirt. Ich selbst sammelte zahlreiche Exemplare in *Salamandra atra*, *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris*.

VON LINSTOW führt als Wirth auch einen Vertreter der Reptilien, *Platydictylus guttatus* Cuv. an; ob *T. dispar* regelmässig in diesem Reptil zu treffen oder vielleicht nur sich gelegentlich dorthin verirrt hat, wäre noch näher zu untersuchen.

*Taenia dispar* ist schon äusserlich vor andern Tänien durch die Form des Körpers ausgezeichnet; derselbe ist vorn am breitesten, nach hinten langsam abnehmend, um am Ende, wo die Glieder nur noch Eikapseln enthalten, in einen gleichmässig dicken feinen Faden auszulaufen. Nur dieser letztere Theil der Tänie ist äusserlich gegliedert, am übrigen Körper ist auch bei Lupenvergrösserung von Strobilation nichts zu sehen. Der Kopf geht, ohne sich abzusetzen, in den Bandwurmkörper über, er ist mit vier kleinen Saugnäpfen bewaffnet, die sehr beweglich dem Kopf die abwechselndsten Formen ertheilen.

Von einem Rostellum, wie ein solches WRIGHT (1879) an den von ihm untersuchten lebenden Exemplaren gesehen haben will, ist auf Schnittserien keine Spur zu finden, es wird ein solches allerdings am lebenden Thier durch die mannigfaltigen Formveränderungen des Scolex hie und da vorgetäuscht. Eine dritte Eigenthümlichkeit der Tänie ist ihr vollkommen runder Querschnitt. Aus der fast gar nicht sichtbaren Strobilation könnte man schliessen, dass wie bei den Tänien der Süsswasserfische keine Proglottiden abgestossen würden; dem ist aber nicht so, denn ich habe immer in der Cloake von *Salamandra atra* wie auch bei *Bufo* und *Rana* zahlreiche, sich lebhaft bewegende einzelne Proglottiden gefunden. Es seien hier noch einige Grössenangaben zusammengestellt, die sich alle auf die afrikanischen Exemplare — die grössten mir zu Gebote stehenden — beziehen. Für die bei uns vorkommenden kleineren Formen sind die Maasse verhältnissmässig zu reduciren. Die Länge des Wurmes beträgt 220 mm (gewöhnlich nur 140 mm). Der Durchmesser des vordersten Körpertheils misst 0,6 mm, diesen behält er eine ziemliche Strecke bei, nimmt dann aber langsam und stetig ab. Die Länge der Proglottiden ist vorn, wo sie zuerst als solche durch die Anlage der Geschlechtsorgane innerlich abgegrenzt sind, was wenige Millimeter (ca. 5 mm) hinter dem Kopf bereits der Fall ist, 0,09 mm, während Breite und Höhe gleich dem grössten Durchmesser des Wurmes sind. Nach hinten nimmt die Länge der Proglottiden zu, sie beträgt da, wo alle Organe

zu degeneriren beginnen und der Uterus die Eier aufgenommen hat, 0,94 mm, während der Durchmesser noch fast derselbe (0,52 mm) ist. Ganz hinten, wo die Geschlechtsdrüsen alle zurückgebildet sind und nur Eicysten die ganze sich ablösende Proglottis erfüllen, beträgt die Länge 2,7 mm und hat den geringen Durchmesser von 0,14 mm.

### Anatomie und Histologie.

Dieser Cestode bietet so viel anatomisch Interessantes, dass ich es mir nicht versagen kann, ausführlicher auf den Bau desselben einzugehen, da ohnehin unsere Kenntnisse über denselben gleich Null sind.

**Subcuticula und Cuticula.** Die Subcuticula besteht aus nach aussen sich verschmälernden, 0,032 mm langen Zellen mit abgerundeter oder flacher Basis und grossem Kern. Sie unterscheiden sich ausser durch die Form auch durch ihre stärkere Färbbarkeit vom Parenchym. Die Cuticula besteht aus drei durch ihr verschiedenes Aufnahmevermögen von Farbstoffen sich deutlich abgrenzenden Schichten, eine innerste sehr dünne, mit Hämalaun sich fast nicht färbende, eine zweite, 0,0031 mm dicke, sich stark tingirende und eine äussere (0,0022 mm) dritte, mit deutlich radiärer Strichelung. Zwischen der als Epithel aufzufassenden Subcuticula (BLOCHMANN 1895) und der Cuticula finden wir eine deutlich entwickelte Ring- und eine stärkere, aus ungleich dicken Fasern bestehende Längsmuskelschicht.

**Parenchym und Musculatur.** Das Parenchym besteht aus unregelmässig polygonalen Zellen mit deutlichem Kern, die innerhalb wie ausserhalb der Längsmuskelschicht gleich entwickelt sind. Im ganzen Körper, vor allem zahlreich im Kopf, sind zum Theil sehr grosse Kalkkörperchen (bis 0,028 mm) eingestreut. Gegen Farbstoffe verhalten sich die einzelnen Körperchen verschieden, bald ist der centrale Theil, bald die äussern Schichten gefärbt.

Das Parenchym scheint in der Marksicht bis in die letzten Glieder hinein grosse Umwandlungsfähigkeit zu bewahren, denn ein grosser Theil seiner Zellen macht mannigfache Veränderungen durch, wie wir bei Beschreibung der Bildung des Uterus und der Eikapseln sehen werden.

Die grosse Beweglichkeit des Kopfes lässt schon von vorn herein auf Complicirtheit der Musculatur des Scolex schliessen. Eine genaue Beschreibung dieser Muskelsysteme würde leicht zu breit und dadurch wenig klar, weshalb ich auf die Zeichnungen (Fig. 2 u. 3) verweise, die sofort über den Verlauf der Musculatur orientiren. Ein grosser

Theil der an den kleinen Saugnäpfen sich inserirenden Muskeln ist knieförmig gebogen und geht direct in die Längsmusculatur der Proglottiden über, sich in denselben zu Bündeln vereinigend. Die Musculatur der Saugnäpfe ist wohl zum ersten Mal genauer von KAHANE (1880) bei *Taenia perfoliata* untersucht worden. NIEMIEC (1885) hat dann in seiner Arbeit „Les ventouses dans le règne animal“ die Haftorgane von *T. coenurus* und *elliptica* eingehend studirt. Ein Vergleich der Resultate der Untersuchungen zeigt, dass die Saugnäpfe der Tänien sehr verschieden gebaut sind. Zum Theil erklärt sich diese Verschiedenheit vielleicht durch die Schwierigkeit der Untersuchung.

Ich habe bei *Taenia dispar* an den Saugnäpfen drei Systeme von Muskeln gesehen. Ein System von Muskelzügen liegt unter der in die Saugnäpfe sich fortsetzenden Cuticula und scheint die Fortsetzung der subcuticularen Ringmusculatur zu sein. Das die Saugnäpfe vom Parenchym ohne homogene Membran abgrenzende zweite Muskelsystem besteht ebenfalls aus subcuticularen Ring- und Längsmuskeln. Das dritte System wird gebildet durch die Radiärmuskelbündel, die sich an ihren Enden in Fasern auflösen. Zwischen den Radiärmuskeln finden wir zweierlei Zellen, solche, die mit Parenchymzellen grosse Aehnlichkeit haben, andere, die den Muskelfasern eng anliegen, anders gefärbten Kern und andere Form besitzen und die wohl als Myoblasten anzusehen sind. Die Musculatur der Strobila besteht ausser der bereits erwähnten, unter der Cuticula liegenden ziemlich starken Ring- und Längsmuskelschicht aus in ungleicher Zahl zu Bündeln vereinigten Längsmuskelfasern. Innerhalb dieses deutlichen Muskelmantels verlaufen spärliche feine Quermuskelfasern. Neben diesem allen Cestoden in verschiedenster Entwicklung eignen Muskelsystem finden wir in der (im vordersten Theil des Bandwurmkörpers 0,19 mm breiten) äussern Parenchymschicht feine Muskelfasern dieselbe nach verschiedenen Richtungen hin durchkreuzend und oft in die innere Parenchymzone eindringend, vor allem aber in einer Richtung, die wir, auf dem Querschnitt betrachtet, als Kreissecanten bezeichnen können. Durch diese Muskeln wird wohl der schon erwähnte vollkommen kreisrunde Querschnitt des Wurmes bedingt. Aber auch die Muskeln des innern Parenchyms helfen bei der Bildung des nicht gewöhnlichen Querschnitts mit; wir finden nämlich in dieser Parenchymzone, und das tritt besonders deutlich zwischen den einzelnen Proglottiden zu Tage, keine dorsoventralen Muskelfasern, sondern neben sich diagonal kreuzenden hauptsächlich ungefähr horizontal verlaufende Querfasern. Nicht selten lassen sich

den Muskelfasern anliegend deutliche Zellkerne mit wenig Plasma, sogen. Myoblasten erkennen.

Das Nervensystem besteht aus einem im Kopf zwischen den Saugnäpfen gelegenen Ganglienring, der zwei dicke Längsnerven nach hinten sendet. Diese liegen auf der Höhe des dorsalen Wassergefässes ausserhalb desselben, die Längsmuskelschicht fast berührend.

Das Wassergefässsystem besteht nach VAN BENEDEN aus vier Längsstämmen, die in eine Endblase münden. Da mein Material nur aus reifen Strobilen bestand, die bereits einzelne Glieder abgestossen hatten, kann ich diese Beobachtung nicht bestätigen. Ich habe im hintern Körperende immer nur zwei, 0,019 mm im Durchmesser messende Gefässtämme gesehen, die hinten getrennt ausmündeten. Diese Gefässe verlaufen ventral auf der Höhe des obern Theils des Ovariums. Sie sind am Hinterende, besonders deutlich in den reifen Proglottiden, durch ein Netz von Gefässen mit einander verbunden, das, wie es auf einzelnen Schnitten schien, wiederum einzelne feine Gefässe nach vorn zwischen die Geschlechtsorgane sendet. Aehnliche Verhältnisse hat GRIESBACH (1883) für *Solenophorus* nachgewiesen. Die Hauptstämme werden nach vorn enger, um sich im Kopf zwischen den Saugnäpfen in ein aus wenigen Maschen bestehendes Gefässkörbchen aufzulösen, das nach hinten zwei direct über den Hauptstämmen verlaufende feine Gefässe absendet, die sich aber einige Centimeter hinter dem Scolex allmählich verlieren.

Die Stellung und Lage der Gefässe und des Nervensystems zu den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane, die STILES (1893) in einer Arbeit einer genauern Betrachtung unterzogen, ist gleich wie bei dem Genus *Moniezia* und bei *Taenia marmotae*, nur die gegenseitige Lage der Geschlechtspori ist eine andere (Fig. 4).

Die Geschlechtsorgane zeigen Verhältnisse, die *T. dispar* in Beziehung setzen mit den Fischtänien, andererseits sind zum Theil ihre Analoga an ganz andern Orten der so differenten Gruppe der Tänien zu suchen. Daneben finden wir auch dieser Art eigene Besonderheiten, was wohl zum guten Theil daran liegen wird, dass wir eine sehr grosse Zahl von Tänien bloss dem Namen und der äussern Form nach kennen und nur bei verhältnissmässig wenigen über die Topographie der Geschlechtsorgane unterrichtet sind.

Die männlichen Geschlechtsorgane. Vom Geschlechtsapparat sind es die beiden Hoden, welche sich zuerst aus den die junge Proglottis erfüllenden embryonalen Zellen differenziren. Die Hoden sind von einem scharf contourirten, homogenen Häutchen um-

geben, sie sind oval, 0,108 mm lang und 0,054 mm breit. Sie liegen von allen Organen am meisten dorsal und nehmen, wo sie vollständig entwickelt und in Spermaabildung begriffen sind, fast die ganze Länge des Gliedes ein. An ihrer Oberseite entspringen die Vasa efferentia, die von kleinen, sich dunkel färbenden Zellkernen umhüllt sind. Die Vasa efferentia vereinigen sich zwischen den beiden Hoden in der Mittellinie, um dann mit fast gleich bleibendem Durchmesser der Ventralseite zuzulaufen. In der Nähe des Keimstocks plötzlich nach oben umbiegend, schwellen sie zugleich rasch zu einem 0,013 mm mächtigen Vas deferens an, das nach wenigen Windungen in den Cirrusbeutel eintritt.

Umkleidet ist dieser letztere Theil von 0,015 mm hohen, fast cubischen Zellen mit grossem Zellkern, die wohl als sogen. Prostatazellen aufzufassen sind. Vor dem Eintritt in den Cirrusbeutel verengt sich das Vas deferens plötzlich zu einem feinen, innerhalb des Cirrusbeutels mehrfach gewundenen Canal, der nach dem Rande der Proglottis verläuft. Beim Uebertritt von der innern Parenchymschicht in die äussere verdickt sich der feine Canal zum eigentlichen Cirrus. Derselbe führt direct zur Genitalkloake (Durchmesser 0,008 mm) und besitzt mächtige Wandungen, die innen in scharfe Ringwülste auslaufen, welche auf Flächenschnitten und Querschnitten das Aussehen von grossen Stacheln mit breiter Basis besitzen.

Der schlauchförmige Cirrusbeutel hat einen Durchmesser von 0,028 mm und ist 0,27 mm lang, erfüllt von einem feinmaschigen Gewebe mit zahlreichen Kernen, namentlich in der Peripherie. Von Muskeln sind hauptsächlich die Längsmuskeln entwickelt; sie bilden den Cirrusbeutel, während Ringmuskeln äusserst spärlich auftreten. Am Hinterende des Cirrusbeutels heften sich eine grössere Zahl von Muskelfasern an seinem ganzen Umfang an, die sich vereinigen und in feiner Wellenlinie nach der gegenüberliegenden Seite der Proglottis verlaufen, wo sie sich zwischen den Längsmuskelbündeln anheften. Dieses Muskelbündel functionirt als Retractor des langen Beutels. Die Einrichtung wird sich bei genauerer Untersuchung viel allgemeiner finden, als es bis jetzt den Anschein hat. Es haben übrigens bereits RIEHM (1881) bei *Dipylidium latissimum*, DIAMARE (1893) bei *Dipylidium caninum* L. solche Retractoren gefunden. KRÄMER (1892) glaubt Rückzieher des Cirrus bei *Cyathocephalus truncatus* KESSLER gesehen zu haben. Eine etwas andere, aber denselben Zweck dienende Vorrichtung hat ZSCHOKKE (1888) bei *Taenia mamillana* beschrieben.

Da, wo der Cirrus in die ziemlich tiefe Geschlechtskloake ein-

mündet, finden wir einen mächtigen Sphincter entwickelt, wie solche bei andern Cestoden häufig an der Ausmündungsstelle der Vagina ausgebildet sind. Der männliche Geschlechtsgang mündet unregelmässig abwechselnd bald rechts, bald links in der Mitte sowohl der Höhen- als Längenausdehnung der Proglottis aus, und zwar hinter der Vagina, ein Charakter, der den Fischtänien eigen ist. Doch ist dieses Verhältniss nicht allein auf Fischtänien beschränkt, wir finden dieselbe Art der Ausmündung der weiblichen und männlichen Geschlechtswege bei *Taenia depressa* aus der Schwalbe.

Die weiblichen Geschlechtsorgane, deren Drüsen aus Ovarium und Dottersack bestehen, die Schalendrüse scheint zu fehlen, liegen unter den Hoden. Beide Drüsen legen sich gleichzeitig und kurz nach der deutlichen Differenzirung der Hoden an, erst dann folgt die Bildung der Leitungswege. Ovarium und Dottersack sind von kugliger Gestalt, ersteres etwas grösser und von einer deutlichen zarten Membran umhüllt. Das Ovarium, ein vollkommen kugliges Gebilde von 0,081 mm Durchmesser, ist erfüllt von ca. 40–90 0,014 mm grossen Eizellen. Es nimmt die genannte Zahl von Zellen aus dem noch indifferenten Plasma der innern Parenchymschicht, aus welchem sich die Geschlechtsorgane differenziren, und umgibt sich mit einer Membran. Diese Zellen wachsen mit einander heran und reifen alle fast zur gleichen Zeit. Es findet also im Ovarium keine weitere Eizellenbildung durch Theilung und keine successive Reifung der Eier statt, wie ich aus der gleich bleibenden, leicht controlirbaren geringen Zahl von Eiern und ihrer unter sich immer gleichen Grösse schliesse. Die Eizellen besitzen einen 0,01 mm grossen Kern mit zahlreichen Kernkörperchen, der von einer schmalen Zone von feinkörnigem, sich nur schwach färbendem Plasma umgeben ist. Die Lage des Ovariums ist die am meisten ventrale, und da die Länge der geschlechtsreifen Proglottis geringer ist als ihr Durchmesser, so liegt der Keimstock ventral von den beiden grossen Hoden, in der Mittellinie des Gliedes. Am dorsalsten Punkt des Ovariums, der ziemlich genau in der Axe des kreisrunden Gliedes liegt, entspringt trichterförmig erweitert der Oviduct, direct zum Rand der Proglottis verlaufend, um dort vor dem Cirrus in die Geschlechtskloake einzumünden. Der Bau dieses Leitungsweges ist von seinem Ursprung bis zur Längsmuskelschicht überaus einfach: ein weiter Canal, der von einem feinen Häutchen ausgekleidet und von zahlreichen Zellkernen umgeben ist.

Von vollkommen anderem Bau ist der in der Rindenschicht des Parenchyms liegende Anfangstheil der Vagina. Dieser zeigt dieselbe

Structur wie der Cirrus, nur ist er etwas weiter (0,011 mm Durchmesser). Umhüllt wird die Vagina von einem dem Cirrusbeutel entsprechenden Vaginabeutel, der hauptsächlich aus anliegenden Längsmuskelfasern besteht, die sich zum Theil am Geschlechtssinus anheften, andererseits eine kurze Strecke innerhalb der Längsmuskelbündel ihr Ende finden. Daneben finden wir namentlich am Anfang des Leitungsweges zahlreiche Zellen zwischen die Fasern eingestreut, die zum Theil Myoblasten, zum Theil vielleicht auch Drüsenzellen sind. Die hier gegebene Beschreibung der genaueren Structur der Vagina und des Cirrusbeutels ist nur an den afrikanischen Exemplaren von *T. dispar* mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit zu sehen. Die Endtheile der Ausführgänge beider Geschlechtsdrüsen scheinen bei den von mir gesammelten Formen einfacher gebaut, der Cirrusbeutel selbst viel kürzer zu sein; dies sind ausser der Länge des Bandwurms die einzigen Differenzen im Bau der afrikanischen und europäischen Exemplare der Species.

Der Dotterstock, ein ebenfalls fast vollkommen rundes Organ, 0,054 mm im Durchmesser messend, liegt über dem Ovarium etwas rechts oder links von diesem, je nachdem die unregelmässig alternirende, vor dem Cirrus ausmündende Vagina links oder rechts in die Geschlechtskloake führt. Die Dotterzellen sind viel kleiner als die Ovarialzellen; der von ihnen gebildete Dotter tritt zuerst in Form feiner Körner auf, die sich zu einer kugelförmigen, stark tingirbaren Masse vereinigen, welche hinwiederum, wenn sie als Ganzes in den Dottergang getreten ist, in einzelne Körner zerfällt, von welchen einige wenige sich mit dem Ei vereinigen. Der voluminöse, wie der Oviduct gebaute Dottergang mündet nach kurzem Verlaufe in denselben.

Eine Schalendrüse scheint nicht vorhanden zu sein.

Die Bildung des Uterus und der Eier. Die Vorgänge, die sich hierbei abspielen, sind ganz abweichend von denjenigen, welche wir bei den Tänien anzutreffen gewohnt sind. Ein gewisser Punkt der Entwicklung der die Eier umgebenden Hüllen hat Aehnlichkeit mit den Verhältnissen, wie sie STILES u. HASSALL (1893) bei *Thysanosoma giardi* STILES beschreiben. Diese Aehnlichkeit ist aber nur eine annähernde und ist nur in der äussern Form, nicht im Bau der Eikapseln gelegen. Die Eikapseln von *Th. giardi* enthalten 10—15 Eier und stellen blinde Aussackungen des Uterus dar, die von einer hohen fibrösen Schicht bedeckt sind (tab. 13, fig. 5). LEUCKART (1891) beschreibt bei *Taenia madagascariensis* DAV. Eicysten, die in

der Art der Entstehung und anfänglichen Structur, nicht aber in der Form und ihrem spätern definitiven Bau Aehnlichkeit mit denjenigen von *T. dispar* besitzen. Der Uterus besteht bei *T. madagascariensis* aus zwei kugligen Ballen, die sich aus einer Anzahl aufgerollter Röhren aufbauen. Die eintretenden Eier entrollen die Windungen des Uterus und durchwachsen das Glied. Die Uteruswand verschwindet, und das Parenchym bildet nun Eihüllen, die Anfangs wie bei *T. dispar* aus Zellen bestehen und später aussen scheinbar fibrillär, innen körnig degeneriren.

Wenn bei *T. dispar* die Eizellen im Ovarium ihre Reife erlangt haben, tritt eine nach der anderen in den Oviduct. Dieser, wie der Endtheil des Dottergangs, sind erfüllt von Sperma, welches die Eizelle durchwandern muss. Die Keimzellen gehen vom Oviduct in den Dottergang, welchen sie hinaufsteigen, um in seinem obern Theil einiges Dottermaterial zu empfangen, das dort im Innern aufgespeichert liegt. Von einem besonderen Ootyp ist nichts zu sehen. Zwischen den Hoden und dem Ovarium beobachtet man zahlreiche sich dunkler färbende Zellen, welche die Anlage des Uterus darstellen. Nach hinten und oben, von der Mitte des Dottergangs, liegt die Stelle, wo das erste Ei in eine vom Parenchym sich deutlicher abgrenzende Zellenanhäufung eindringt und sich dort mit einer hyalinen eng anliegenden Schale umgiebt. Zahlreiche Eier folgen nun und werden in dem sich bildenden mehrkammerigen Uterus untergebracht. Derselbe, Anfangs schmal, zeigt auf dem Sagittalschnitt hufeisenförmige Gestalt, der verbindende Bogen der beiden Schenkel ist dem Hinterrand der Proglottis zugekehrt. Später, wenn jedes Ei sich mit einer zweiten vom Parenchym gelieferten Schale umgeben hat, nehmen die Eier in der oben erwähnten Anordnung die ganze Breite der innern Parenchymschicht ein. Sie umschliessen den Dottergang und Oviduct wie auch den Dotterstock, während das Ovarium selbst den mittlern untern Theil des Uterus darstellt, seine ursprüngliche Stelle nur durch den zu ihm führenden, functionslos gewordenen Oviduct verrathend (Fig. 5). Der dorsale Theil des Uterus bildet sich etwas früher und drückt die verschwindenden Hoden gegen die Längsmuskelbündel. Die Uteruswand verschwindet bald, und dann umgeben sich die Eier mit einer zweiten Schale, die, wie schon oben bemerkt, ihren Ursprung dem Parenchym verdankt. Aussen und innen von den in der Form einer hufeisenförmig gebogenen Fläche angeordneten Eiern legt sich diesen ein namentlich aussen dichter Belag von Zellen an.

Die aussere Parenchymzell anhäufung, wie auch die innere, con-

centriert sich nun über je drei Eiern. Jedes der Eier wird von einer dritten Hülle umgeben, der deutliche Zellkerne anliegen und welche auch die aus platten Zellen bestehende, den Eiern kappenartig aufsitzende äussere Parenchymwucherung umschliesst (Fig. 13). Innerhalb der letzten Umhüllung sowie zwischen der ersten und zweiten Schale finden sich oft einzelne Zellen, die aber, wie aus ihrem feinem Bau leicht ersichtlich, nicht als Ueberreste von Dottermaterial aufzufassen sind, wie dies bei den Eiern der Gattung *Moniezia* (BLANCHARD 1891), die ähnliche Verhältnisse zeigen, der Fall zu sein scheint. Bei *T. dispar* sind diese Gebilde vielleicht als Parenchymreste aufzufassen.

Am äussern Ende der 0,081 mm hohen Zellhaube der Eicysten liegt eine Gruppe von hellgefärbten grossen Zellen. In reiferen Gliedern finden wir zwischen diesen und der Haube eine sich dunkel färbende Masse, wohl ein Ausscheidungsproduct der Zellen. In den reifsten Gliedern nun sieht man, wie die platten Zellen der Haube degenerieren und in eine allmählich fast ganz verschwindende körnige Masse sich auflösen. Wenn dies geschehen, rücken die drei Eicocons einer nach dem andern in die entstandene Höhlung ein, hinten schliesst sich das Parenchym bis auf eine enge cylindrische Röhre zusammen, gleichsam den Stiel an der birnförmigen Eicyste darstellend (Fig. 15).

Die drei, selten vier Eier enthaltenden Eikapseln entwickeln sich in der Zahl von 13—30 Stück in jeder Proglottis; also enthält jedes Glied bis ca. 90 Eier. Eine so geringe Zahl von Eiern finden wir bei Bandwürmern, die doch wegen der geringen Wahrscheinlichkeit der Uebertragung immer sehr zahlreiche Keime producieren, selten. Entsprechend der geringen Zahl wird, wie zu erwarten, die Grösse der Eier bedeutender sein. So misst z. B. der Embryo von *T. dispar* 0,027 mm, derjenige der gleich grossen *T. madagascariensis* DAV. 0,008 mm.

Umhüllt ist der Embryo von drei Schalen, von welchen die erste eng anliegende 0,027 mm, die zweite 0,029 mm im Durchmesser misst. Beide sind vollkommen kugelförmig. Die dritte ist oval 0,081 lang und so breit wie die zweite.

Die Eikapseln liegen in den ganz reifen Proglottiden nicht mehr in der früheren hufeisenförmigen Anordnung, sondern unregelmässig gruppiert, doch so, dass die sog. Stiele der Cocons nach innen gerichtet sind. Ausser den Eicysten liegen in den durch eine deutliche Grenzschicht von einander getrennten Proglottiden Reste des Cirrusbeutels und des Vas deferens, sowie Ueberreste des Dotterstocks, dessen

Material nur zum geringen Theil aufgebraucht worden ist. Cirrusbeutel und Dotterstock lagen ursprünglich auf derselben Höhe; jetzt ist ersterer ganz nach vorn, letzterer ganz nach hinten verschoben.

*Ichthyotaenia lönnbergii* n. sp. (Fig. 16—19).

Diese neue Tänie, aus dem Darne von *Necturus maculatus* RAF. stammend, verdanke ich der Güte meines verehrten Lehrers Herrn Prof. F. ZSCHOKKE, der mir das einzige Exemplar, ein Geschenk des Herrn Prof. R. BURCKHARDT, zur Bearbeitung gütigst überliess und mir auch in liberalster Weise seine reichhaltige Bibliothek zur Verfügung stellte.

In der äussern Form wie auch besonders anatomisch sehr verschieden von *Taenia dispar*, ist *Ichthyotaenia lönnbergii* doch, wie wir sehen werden, durch einige Charaktere mit erstgenanntem Parasiten verwandtschaftlich verbunden, ohne dass es deshalb möglich wäre, die beiden als Amphibientänien von den anderen Tänien abzugrenzen, wie es für die Fischtänien durchgeführt und für die Vogeltänien versucht worden ist.

*Ichthyotaenia lönnbergii* besitzt eine Länge von 190 mm, obwohl die letzten Glieder der Strobila noch nicht vollständig geschlechtreif sind und das Exemplar, das in Sublimat-Pikrinsäure fixirt worden, sehr stark contrahirt war. Der Kopf ist kuglig, deutlich abgesetzt und mit 4 mächtigen tiefen Saugnäpfen bewaffnet. Er besitzt einen Durchmesser von 0,60 mm, die Saugnäpfe einen solchen von 0,24 mm. Der sich anschliessende Bandwurmkörper zeigt keine äussere Gliederung. Hinter dem Kopfe besitzt der Bandwurm eine Breite von 0,54 mm und eine Höhe der Proglottiden von 0,27 mm. Letztere nimmt nach hinten nur unmerklich zu, die Breite und Länge dagegen wächst gleichmässig. Die letzten Proglottiden besitzen eine Länge von 0,7 mm und eine Breite von 1,35 mm.

Subcuticula und Cuticula. Die Subcuticula besteht aus schlauchförmigen, 0,032 mm langen Zellen mit deutlichem Kern im Basaltheil. Die Cuticula, 0,011 mm dick, zeigt zwei Schichten, eine äussere, stark gewellte, die den Bandwurmkörper bei schwacher Vergrösserung fein geringelt erscheinen lässt und sich in Fetzen ablöst, und eine innere, sich nur schwach färbende Lage. Von feinen Porencanälchen ist in der Cuticula nichts zu sehen. Zwischen Subcuticula und Cuticula schiebt sich ein stark entwickeltes Ring- und Längsmuskelsystem ein. Längsmuskelfasern finden sich ferner ziemlich zahlreich zwischen den Zellen der Subcuticula. Wir können dieselben vielleicht, wenn wir mit BLOCHMANN (1895) die Subcuticula als Epi-

dermis auffassen, als in Wanderung nach aussen begriffene Muskelfasern ansehen, deren Myoblasten im Parenchym der sog. Rindenschicht liegen, wie dies an lebenden Cestoden für die unter der Cuticula liegenden Muskeln durch Methylenblaufärbung leicht nachzuweisen ist.

Das Parenchym ist ein feinmaschiges Zellengewebe, in welchem wenige Kalkkörperchen eingelagert sind.

Die Musculatur besteht aus Längsmuskeln, deren dicke Fasern unter sich zu einem grobmaschigen Netze verbunden sind. Die Quermuskelfasern sind sehr schwach entwickelt, ebenso die das Parenchym in ungefähr dorso-ventraler Richtung durchquerenden Muskeln. Die Musculatur der Proglottiden wird im Scolex zur Bewegungsmusculatur der Saugnäpfe; die Muskelausrüstung der grossen Saugnäpfe selbst wird durch die zwischen Cuticula und Subcuticula gelegenen Muskeln im Verein mit Radiärmuskeln besorgt.

Vom Nervensystem konnte ich nichts mit Sicherheit sehen.

Das Excretionssystem besteht aus einem Paar in enger Spirale die Proglottiden durchziehender Gefässtämme, die sich im Kopf in ein Netz von Gefässen auflösen. Die mächtigen, ventral verlaufenden Längsstämme (0,022 mm) sind durch Queranastomosen am Hinterrande der Proglottis verbunden. Diese Querverbindungen verzweigen sich auf ähnliche Weise wie bei *Taenia dispar*. Die Längsstämme treten durch zahlreiche, an der Ventralseite ausmündende Gefässe mit der Aussenwelt in Verbindung. Die austretenden Kanäle zeigen denselben Durchmesser wie das Längsgefäss und behalten denselben bis direct unter die Cuticula bei, wo sie sich plötzlich verengern, um mit einem feinen Canälchen letztere zu durchbrechen. Solche Ausführgänge, die sich hier und da noch ausserhalb der Längsmuskelschicht in zwei Aeste theilen, finden sich namentlich zahlreich im hintern Theil des Bandwurmkörpers. Die Längsgefässe wie auch ihre ventralen Abzweigungen sind von einer starken Membran ausgekleidet. Aehnliche Verhältnisse wurden festgestellt durch RIEHM (No. 82) bei *Schistocephalus dimorphus* CREPL. und *Ligula simplicissima* RUD., wo am Vorderrande jeder Proglottide links und rechts eine Ausmündungsöffnung des reichverzweigten Gefässsystems liegt. FRAIPONT (1881) findet zahlreiche solche Oeffnungen bei *Bothriocephalus punctatus*. LÖNNBERG (1891) sieht vereinzelte Ausführcanäle bei *Tetrarhynchus tetrabothrius* VAN BEN. Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei den Fischtánien des Süsswassers. KRÄMER (1892) hat bei *Taenia filicollis* RUD. und *Taenia torulosa* BATSCH im Halstheil direct hinter

dem Kopf ein feines Capillarnetz nachgewiesen, von dem aus in grosser Zahl Canälchen, senkrecht zur Peripherie gerichtet, die Cuticula durchbrechen und an ihrer Ausmündungsstelle, etwas über diese vorstehend, mit zarten Härchen umstellt sind. Gefässmündungen im Scolex finden sich bei *Triaenophorus nodulosus* (PINTNER<sup>1</sup>) und bei *Tetrarhynchus tenuis* (FRAIPONT 1881).

Von den Geschlechtsorganen entwickeln sich zuerst die männlichen. Eine kurze Strecke hinter dem Kopf schon finden wir die ersten Anlagen der Hodenbläschen, in welchen sich zum Theil schon deutliche Spermatogenese zeigt, obwohl Cirrus und Vas deferens erst als dichte Kernanhäufung angelegt sind. Die Hodenbläschen liegen, wegen der Flachheit der Glieder in einfacher Lage, mehr dorsal als ventral in der Zahl von ca. 140 auf beide Seiten einer von ihnen freien medianen Zone vertheilt. Die einzelnen Hodenbläschen sind von einer deutlichen homogenen Membran umschlossen. Ihre Form ist oval, mit einem grössten Durchmesser von 0,081 mm und einem kleinsten von 0,05 mm. Sie liegen sowohl an der Aussen- als an der Innenseite des zwischen ihnen verlaufenden Längsstammes des Wassergefässsystems. Der Cirrusbeutel entwickelt sich äusserst langsam, er ist 190 mm vom Kopf entfernt nicht weiter entwickelt als wenige Millimeter hinter dem Scolex. So viel man aus der ihn darstellenden Kernanhäufung, die unregelmässig abwechselnd bald links, bald rechts liegt, schliessen kann, wird er von länglicher, schlauchförmiger Gestalt sein. Seine Anlage hat die Cuticula noch nicht erreicht, trotzdem sehen wir an der Stelle, wo er nach aussen treten wird, bereits eine deutliche Erhebung der äussern Körperschicht. Der Cirrusbeutel verläuft über dem Wassergefäss und liegt im ersten Drittel der Proglottis.

In noch geringerem Maasse als die männlichen waren leider die weiblichen Geschlechtsorgane entwickelt. Doch war die Lage der Organe deutlich zu erkennen. Beginnen wir mit der Vagina, die zuerst deutlich sichtbar wird und welche vor dem Cirrusbeutel ausmündet. Sie verläuft unter dem Vas deferens in sanfter Wellenlinie nach hinten, doch wendet sie sich dorsal, um die Ausführgänge des tief gelappten mächtigen Keimstockes aufzunehmen. Von hier biegt sich das Vaginalrohr nach unten und nimmt dann, ausser dem Secret der schon deutlich entwickelten Schalendrüsen, den nicht sicher er-

1) Leider war mir die wichtige Arbeit über das Wassergefässsystem der Cestoden von diesem Verfasser nicht zugänglich.

kennbaren Dottergang auf, um sich dann wieder eine kurze Strecke nach oben zu wenden und in den am meisten ventral gelegenen, als deutliche Kernanhäufung sichtbaren Uterus überzugehen. Dieser erstreckt sich bis an den Vorderrand der Proglottis. Die Dotterstöcke, deren paariger Sammelcanal, wie oben schon bemerkt, unter dem Keimstock hindurchgeht, liegen am äussersten Rande der inneren Parenchymschicht, sowohl seitlich als oben und unten die Längsmuskelschicht berührend. Dargestellt wird der vom Vorderrand bis zum Hinterrand der Proglottis reichende Dotterstock durch eine Reihe unzusammenhängender, dicht hinter einander liegender Kernanhäufungen, die wohl später zusammenfliessen werden.

Der leider nicht zu vollständiger Reife entwickelte Geschlechtsapparat zeigt sowohl in der Topographie als auch in der Form der Geschlechtsorgane auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen von *Calliobothrium coronatum* DIESING, was bei Vergleich der Fig. 18 mit der in ZSCHOKKE's (1888) grosser Cestodenarbeit gegebenen Abbildung (tab. 4, fig. 63) einer jungen Proglottis des genannten Cestoden besonders auffällig in die Augen springt.

### Zusammenfassung.

Beide Cestoden, *Taenia dispar* sowohl als auch *Ichthyotaenia lönnbergii*, sind anatomisch sehr verschieden gebaut, aber doch durch einige Charaktere mit einander verbunden. Aeusserlich haben sie die gleiche Bewaffnung des Scolex und die nur wenig sichtbare Strobilation des Bandwurmkörpers gemeinsam. Anatomisch finden wir die gleiche Art der Auflösung der beiden Hauptlängsstämme im Scolex und dieselbe Art der Verbindung derselben am Hinterende jeder Proglottide durch netzförmig verzweigte Queranastomosen. Im Geschlechtsapparat stimmen sie nur überein in der unregelmässig abwechselnden Ausmündung der Geschlechtsgänge, und zwar bei beiden der weibliche vor dem männlichen.

*Taenia dispar* GOEZE zeigt eine grosse Zahl von Besonderheiten, die ihr eine isolirte Stellung unter den Tänien verschaffen. Die oben angegebenen, den beiden gemeinsamen Punkte sind alle Fischtäniencharaktere, dazu kommt noch, dass wie bei Fischtänien auch bei *Taenia dispar* eine Vesicula seminalis fehlt und an ihrer Stelle die hier geringe Aufwicklung des mächtigen Vas deferens vicariirend eintritt. Im Uebrigen sind sowohl die äussere Form, der Verlauf der Muskelfasern, die geringe Zahl der Hoden, die Anordnung und Form der weiblichen Geschlechtsdrüsen und die Bildung des Uterus und

der Eicysten zum Theil der Art eigenthümliche, zum Theil seltene Erscheinungen bei den Vertretern der Familie der Tänien.

*Ichthyotaenia lönnbergii* gleicht in dem ganzen anatomischen Aufbau ihres Geschlechtsapparats vollkommen dem Haifischcestoden *Calliobothrium coronatum* DIES., welches Cestodengenus in der Anordnung der Geschlechtsorgane die grösste Aehnlichkeit mit derjenigen der Ichthyotänien zeigt. Die Abtrennung der Fischtänien von den übrigen Tänien und die Schaffung der neuen Gattung *Ichthyotaenia* durch LÖNNBERG (1894) ist vollkommen berechtigt, da die ganze Organisation beider sehr wenige gemeinsame Charaktere besitzt. Die Ansicht aber, dass die Ichthyotänien in Betreff des Scolex degenerirte Tetrabothrien, die Süsswasserthiere bewohnen, seien, scheint mir nicht ganz zutreffend, da die beiden Genera in der Topographie ihrer Geschlechtsorgane weniger gemeinsame Punkte zeigen als ersteres Genus mit *Calliobothrium*, wo die Uebereinstimmung eine fast vollkommene ist, wie die in *Necturus lateralis* schmarotzende *Ichthyotaenia lönnbergii* besonders auffällig zeigt.

## Literaturverzeichniss.

1853. VAN BENEDEN, P. J., Nouvelles observations sur le développement des vers cestoides, in: Ann. Sc. Nat., (sér. 3) V. 20.
1855. SCHMIDT, O., Ueber den Bandwurm der Frösche, *Taenia dispar*, und die geschlechtslose Fortpflanzung seiner Proglottiden, in: Z. ges. Natw., V. 5.
1861. VAN BENEDEN, P. J., Mémoire sur les vers intestinaux, in: Supplément aux Comptes Rendus Acad. Sc. Paris, V. 2.
1864. DIESING, K. M., Revision der Cephalocotyleen, in: Akad. Wiss. Wien, V. 49.
1874. SCHIEFFERDECKER, P., Beiträge zur Kenntniss des feinern Baues der Tánien, in: Jena. Zeitschr., V. 8.
1878. VON LINSTOW, O., Compendium der Helminthologie.
1879. WRIGHT, R., Contributions to American helminthology, in: Proc. Canadian Inst., V. 1.
1880. KAHANE, Z., Anatomie von *Taenia perfoliata* GÖZE, als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 34.
- 1880 u. 1881. FRAIPONT, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestodes, in: Arch. Biol., V. 1 u. 2.
1881. RIEHM, G., Studien an Cestoden, in: Z. ges. Naturw., V. 54.
1882. KIESSLING, F., Ueber den Bau von *Schistocephalus dimorphus* CREPL. und *Ligula simplicissima* RUD. Referat von G. RIEHM. Ibid. V. 55.
1883. GRIESBACH, H., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Cestoden, in: Arch. Mikr. Anat., V. 22.
1885. NIEMIEC, J., Recherches sur les ventouses dans le règne animal, in: Rec. Zool. Suisse, (sér. 1) V. 2.
1888. MONTICELLI, SAV., Contribuzioni allo studio della fauna elmintologica del golfo di Napoli. Ricerche sullo *Scolex polymorphus* RUD., in: Mitth. Zool. Station Neapel, V. 8.
1888. SCHMIDT, F., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 46.
1888. ZSCHOKKE, F., Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, in: Mém. Inst. Genevois, V. 17.
1889. VON LINSTOW, O., Nachtrag zum Compendium der Helminthologie.

1891. BLANCHARD, R., Sur les helminthes des primates anthropoïdes, in: Mém. Soc. Zool. France, V. 4.
1891. LEUCKART, R., Ueber *Taenia madagascariensis* DAVAINÉ, in: Verh. Deutsch. Zool. Ges.
1891. VON LINSTOW, O., Ueber Bau und Entwicklung von *Taenia longicollis* RUD., in: Jena. Z., (N. F., V. 18) V. 25.
1891. LÖNNBERG, E., Anatomische Studien über scandinavische Cestoden, in: K. Svenska Vet. Akad. Handl., V. 24.
1892. KRAEMER, AD., Beitrag zur Anatomie und Histologie der Cestoden der Süßwasserfische, in: Z. wiss. Zool., V. 53.
1893. DIAMARE, V., Il genere *Dipylidium* LT., in: Atti R. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, V. 6.
1893. STILES, C. W., and HASSALL, A., A revision of the adult Cestodes of cattle, sheep, and allied animals, in: U. S. Dep. Agriculture, Bureau of animal Industry, Bulletin No. 4.
1893. STILES, C. W., Bemerkungen über Parasiten. Ueber die topographische Anatomie des Gefäßsystems in der Familie der *Taeniadae*, in: Ctrbl. Bakt. u. Par., V. 13.
1894. LÖNNBERG, E., Ueber eine neue *Tetrabothriumspecies* und die Verwandtschaftsverhältnisse der Ichthyotänien, *ibid.*, V. 15.
1894. STILES, C. W., and HASSALL, A preliminary catalogue of the parasites contained in the collections of the United States Bureau of animal Industry, United States Army Medical Museum, Biological Departement of the University of Pennsylvania (Coll. LEIDY) and in Coll. STILES and Coll. HASSALL, in: Veterinary Magazine.
1895. BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., V. 15.
1895. FUHRMANN, O., Die Tänien der Amphibien (vorläufige Mittheilung), in: Zool. Anz. 1895.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 16.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 2, 14 u. 15, sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat gezeichnet.

*a, b, c* die Schichten der Cuticula; *Sc* Subcuticula (Epidermis); *SRM* Subcuticulare Ringmusculatur; *SLM* Subcuticulare Längsmusculatur; *LM* Längsmuskelfasern; *P* Parenchym; *Pw* Parenchymwucherung; *K* Kalkkörperchen; *N* Nervenring; *LN* Längsnerv; *W* Wassergefäß; *vW* ventrales Wassergefäß; *dW* dorsales Wassergefäß; *H* Hodenbläschen; *V. eff* Vasa efferentia; *V. def* Vas deferens; *Cb* Cirrusbeutel; *Ci* Cirrus; *Sph* Sphincter; *R* Retractor des Cirrusbeutels; *Pr* Prostata; *K* Keimstock; *Dst* Dotterstock; *Od* Oviduct; *Dg* Dottergang; *Vg* Vagina; *Vb* Vaginabeutel; *Sd* Schalendrüse; *Ut* Uterus; *E* Ei; *Dz* Drüsenzellen; *Ds* Drüsensecret.

Fig. 1—15 *Taenia dispar* GOEZE.

Fig. 1. Scolex von *Taenia dispar* GOEZE.

Fig. 2. Aus drei Schnitten reconstruierter Querschnitt des Scolex von *T. d.*

Fig. 3. Sagittalschnitt durch den Scolex, die Knickung der Längsmusculatur der Proglottiden im Kopf zeigend.

Fig. 4. Querschnitt durch eine reife Proglottis.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Proglottis. Hoden und Dotterstock beginnen zu degeneriren; das Ovarium ist im Uterus aufgegangen, dessen Wandung verschwunden ist. Die Eier, mit doppelter Schale, beginnen sich zu dreien zu ordnen, aussen und innen von einer dichten Parenchymwucherung bedeckt.

Fig. 6. Cuticula und Epidermis (Querschnitt).

Fig. 7. Flächenschnitt durch den Endtheil der Ausführgänge der Geschlechtsorgane.

Fig. 8. Flächenschnitt durch den hintern Theil des Cirrusbeutels.

Fig. 9. Querschnitt durch Cirrusbeutel und Vagina.

Fig. 10. Stück eines Querschnitts durch eine Proglottis, die Geschlechtsgänge und erste Anlage des Uterus zeigend. *Sp* Sperma, *Dm* Dottermaterial.

Fig. 11. Eizelle.

Fig. 12. Drei Eier aussen und innen von Parenchymzellen bedeckt.

Fig. 13. Eicyste, drei Eier enthaltend.

Fig. 14 u. 15. Weitere Entwicklungsstadien der Eicyste.

Fig. 16—19. *Ichthyotaenia lönnbergii* n. sp.

Fig. 16. Scolex.

Fig. 17. Querschnitt durch denselben.

Fig. 18. Gesamtbild der Organisation einer jungen Proglottis.

Fig. 19. Cuticula und Subcuticula (Epidermis). *LM* zwischen den schlauchförmigen subcuticularen Zellen verlaufende Längsmuskelfasern.

# Ueber die Myxosporidien von *Esox lucius* und *Perca fluviatilis*.

Von

Dr. Ludwig Cohn.

(Aus dem Zoologischen Institut in Königsberg i. Pr.)

Hierzu Tafel 17—18.

---

Die Myxosporidien sind fast durchweg Parasiten der Fische; nur in einzelnen Thieren aus andern Classen wurden Organismen gefunden, die hierher eingereiht wurden — bei einem Bryozoon, einer *Nais*, einigen Decapoden, einem Insect, drei Batrachiern und dem Crocodil — und nicht bei allen hierher gehörigen Species ist zudem die Zugehörigkeit zu den Myxosporidien sichergestellt.

Bei den Fischen hingegen haben diese Parasiten eine ungemein weite Verbreitung und treten in allen Geweben und Organen, das Nervensystem und die Hoden ausgenommen, auf. Jede Myxosporidien-species befällt meist nur einen gewissen Körpertheil; manche Gewebe und Organe aber können von mehreren Parasiten inficirt werden, so die Niere von *Gasterosteus aculeatus* von einem *Myxobolus* und einem *Chloromyxum*, die Kieme des Hechtes von drei Myxobolen.

Bisher sind 75 Species von Myxosporidien bekannt — ein Theil derselben ist aber durch die Beschreibungen nicht genügend charakterisirt, um endgültig dem System eingereiht zu werden. Von mehreren Species liegt nur eine Beschreibung der Spore vor, und selbst diese ist, da bis vor Kurzem eine systematische Zusammenstellung fehlte, die zeigen konnte, welchen Merkmalen besondere Beachtung zuzuwenden sei, oft nicht erschöpfend; so fehlen oft die genauen Maasse. Die andern Bestandtheile der Parasiten, so z. B. die Cyste, wurden kaum erwähnt. Bei dieser Unbestimmtheit, mit der manche Species

definirt wurde, musste es denn vorkommen, dass zwei verschiedene Species in eine zusammengefasst wurden, eine andere, einheitliche Species vielleicht auch in zwei getheilt wurde. Ein Beispiel für den ersten Fall folgt weiter unten, indem zwei Myxobolen von den Kiemen des Hechtes und des Barsches auf Grund der gleichen Beschaffenheit der Sporen zu einer Species vereinigt wurden, während ein tiefgehender Unterschied in der Structur der Cyste sie als verschiedene Species charakterisirt.

Den ersten Versuch einer Systematik machte P. THÉLOHAN im Jahre 1892 (92 c, p. 165—178); ihm schloss sich GURLEY, der das System weiter ausbaute, an (94).

THÉLOHAN begründet sein System der Myxosporidien auf der Form und der Structur der Spore. Auf Grund der Form derselben, der Zahl der Polkörper, des Vorhandenseins oder Fehlens von Vacuolen im Sporoplasma, theilt er die Myxosporidien in vier Unterclassen ein:

- |   |                     |
|---|---------------------|
| 1) <i>Glugeidae</i> — birnförmige Spore mit aniodophiler Vacuole und einem Polkörper. | } Form verschieden. |
| 2) <i>Myxidiidae</i> — ohne Vacuole und mit 2 Polkörpern.                             |                     |
| 3) <i>Chloromyxidae</i> — ohne Vacuole und mit vier Polkörpern.                       |                     |
| 4) <i>Myxobolidae</i> — mit einer iodophilen Vacuole und 1—2 Kapseln.                 |                     |

GURLEY geht von dem Standpunkt aus, dass man eine Classification der Myxosporidien nicht auf die äussere Sporenform gründen dürfe; diese sei ein nebensächlicheres Merkmal. Er schlägt die Eintheilung in Cryptocystes und Phaenocystes vor, die von der Zahl der im Pansporoblasten entstehenden Sporen und deren Symmetrie ausgeht. Er nennt Cryptocystes die Arten, bei denen im Pansporoblasten (Sporoblast BÜTSCHLI'S) wenigstens 8 kleine Sporen mit undeutlicher Symmetrie entstehen, mit je einer Polkapsel — *Glugeidae*, Phaenocystes diejenigen, bei denen im Pansporoblasten höchstens 2, verhältnissmässig breite Sporen mit deutlicher Symmetrie gebildet werden — *Myxobolidae*. Für die letztere Unterklasse nimmt er dann die Eintheilung THÉLOHAN'S an, indem er nur noch eine Familie — die der *Cystodiscidae*, mit je 2 Polkapseln an jedem Sporenende und senkrechter Ebene des Schalenverschlusses — hinzufügt.

Als sichere Unterscheidungsmerkmale der Species führt GURLEY an: 1) den Schwanzanhang und sein Längenverhältniss zu der ganzen Sporenlänge (Schwanzindex); die Breite des Circularwulstes; 3) den

Polkörperindex; 4) das Vorhandensein oder Fehlen von Nebenkernen. Die Sporenform hält GURLEY für kein gutes Merkmal, da die Breite variire.

Indem ich mich in Bezug auf den letzten Punkt seiner Ansicht anschliesse, möchte ich den vierten beanstanden; ich komme bei der Beschreibung der Sporen der Myxobolen näher darauf zu sprechen. An Stelle des Schwanzindex, der oft schwer oder kaum zu bestimmen ist, da der Schwanzanhang keinen Absatz gegen die Spore hin zeigt, möchte ich als sichrerer Maass das Verhältniss zwischen der Totallänge der Spore und der Länge des innern Hohlraumes vorschlagen. Alsdann tritt noch ein weiteres Merkmal — die Structur der Cyste — hinzu.

Die von mir untersuchten Species gehören zu den Phaenocysten, und zwar zu den Familien *Myxidiidae* und *Myxobolidae*.

Ich wende mich zuerst dem *Myxidium lieberkühnii* zu, das ich aus der Harnblase des Hechtes untersuchte.

### *Myxidium lieberkühnii*.

Die ersten Untersuchungen über diesen Parasiten aus der Harnblase von *Esox lucius* und *Lota vulgaris* datiren über 40 Jahre zurück, wo ihn LIEBERKÜHN aus dem ersten Wirthe beschrieb. Seitdem hat sich eine lange Reihe von Forschern mit ihm beschäftigt, wobei BÜTSCHLI die Structur feststellte und die Sporenbildung beschrieb, PFEIFFER eine Hypothese über die Entwicklung desselben aufstellte. Immerhin blieb noch Manches, zumal aus dem Entwicklungsgang, unklar, und Einiges wird es wohl auch bleiben müssen, bis es gelingen wird, durch Infectionsversuche an Hechten, die bei sorgfältigem Ausschluss zufälliger Infection aufgezogen wurden, die Erstlingseinwanderung des Parasiten festzustellen.

Auf Grund meiner Untersuchungen glaube ich, Einiges zur Kenntniss der Structur und der Entwicklung des *Myxidium l.* hinzufügen zu können, was ich in Folgendem zusammenstelle.

Ich untersuchte im Laufe von 16 Monaten (Februar 1894 bis Mai 1895) im Ganzen 62 Hechte, die aus dem Frischen Haff, aus der Gegend von Heidekrug und Peise stammten. Alle Thiere wurden, bis auf eins, erst kurz vor der Untersuchung getödtet, da es sich in dem einen Fall zeigte, dass die Myxidien nach dem Tod des Hechtes sehr schnell absterben und die dann gewöhnlichen Erscheinungen, Zerfall des Ectoplasmas in kuglige Theile und Auflösung des Entoplasmas,

eintreten. Bei 6 von den 62 Thieren wurde die Harnblase nicht eingesehen; von den übrigen 56 Hechten waren 50 in verschiedenem Maasse inficirt, 6 von Myxidien ganz frei; die Infection beträgt also in den genannten Gegenden fast 90 Proc. Ein Unterschied nach dem Geschlecht war nicht zu constatiren (männl.: 27 — inficirt: 24; weibl.: 29 — inficirt: 26); auch Grössenunterschiede waren ohne Einfluss; der kleinste untersuchte Hecht maass aber noch ca. 30 cm.

Wenn BÜTSCHLI frühern Angaben gegenüber behauptet, dass auch die Jahreszeit auf das Vorkommen des Parasiten ohne Einfluss ist, so wird dieses durch meine Befunde vollauf bestätigt. Ich fand in der Zeit von Anfang März bis Ende October von 32 untersuchten Hechten 28 inficirt, in der übrigen Zeit des Jahres von 24 — 22 inficirt. In andrer Richtung scheint aber doch ein Einfluss der Jahreszeit hervorzutreten, indem ich gerade in den Wintermonaten, December — Februar, auffallend viel Hechte fand, deren Myxidien, auch bei reichhaltiger Infection der Harnblase, keine Sporen einschlossen. Da gerade in diese Zeit die Beobachtung eines andern Vermehrungsvorgangs fällt, auf den ich weiter unten zu sprechen komme; da die zweite Art der Vermehrung zu andrer Zeit mir nicht mehr begegnete und ihr Zusammenfallen mit dem sporenfreien Stadium der Myxidien kein Zufall sein kann, so ist vielleicht die Annahme berechtigt, dass die beiden Vorgänge mit einander abwechseln, die Knospung die Sporulation im Winter ersetzen kann, um, wie ich späterhin zu beweisen versuche, eine Regeneration des Plasmas der Myxidien zu erzielen.

Die Myxidien sind in entwickeltem Zustand grössere plasmatische Massen von sehr wechselnden Umrissen. Wenn sie schon seit einiger Zeit frei im Harn flottiren, sind sie an allen Seiten gleichmässig ausgebildet; manchmal kann man auch bei den freien Exemplaren ein Vorder- und Hinterende unterscheiden, doch sind diese Unterschiede nur die noch nicht reducirten Differenzirungen der festsitzenden Individuen, deren vorderes Ende (wie ich das der Harnblasenwand anliegende Ende zur Orientirung, parallel der Orientirung der Gregarinen, nenne) zu einem Ansatzorgan umgebildet wird.

Der Plasmakörper der erwachsenen Myxidien besteht aus drei concentrisch gelagerten Zonen: dem Ectoplasma, dem Entoplasma und dem Mesoplasma.

Während die Zweitheilung des Myxidienplasmas in Ento- und Ectoplasma von allen, die dieses Thier untersuchten, angenommen wurde, finde ich die als dritte von mir angegebene Zone, das Mesoplasma, nur an einer Stelle erwähnt. BÜTSCHLI sagt nämlich (81, p. 641):

„eine ähnliche hellröthliche Grenzschicht ist nicht selten auch zwischen dem ganzen Ento- und Ectosark zu beobachten“. Ich möchte auf Grund meiner Befunde diesen Satz erweitern und die Zwischenschicht sogar als einen Hauptbestandtheil des Myxidienkörpers bezeichnen, der selbst da auftritt, wo man ein Ectosark vermisst.

Wenn man aus einer frischen Harnblase ein grosses, frei im Harn flottirendes *Myxidium* (denn bei diesen ist das das Entosark umgebende Plasma am breitesten entwickelt) auf dem Objectträger in Hechtharn oder 0,6 proc. Kochsalzlösung beobachtet, so kann man es längere Zeit am Leben erhalten. Fügt man nun von der Seite des Deckglases einen Tropfen einer stark verdünnten Eosinlösung hinzu, so aber, dass unter dem Glas eine genügende Menge von Einschlussflüssigkeit vorhanden ist und das Eosin nur ganz allmählich diffundirt, so bleibt das Thier auch in der hell gefärbten Flüssigkeit am Leben und unterbricht eine Zeit lang seine langsamen Bewegungen nicht. Das Eosin dringt allmählich in das Plasma ein, und bald unterscheidet man deutlich drei Zonen, die sich scharf von einander abheben: der äusserste Saum, von wechselnder Breite, erscheint vollkommen hyalin und färbt sich kaum merklich; auf ihn folgt nach innen zu eine Zone, deren Färbung leicht rosa ist und die sich weiter nach innen zu von dem stärker gefärbten Entoplasma absetzt. Während nun, wie gesagt, das Ectoplasma hyalin erscheint, sieht man die Mittelschicht, die von wechselnder Breite ist, oft aber das Ectoplasma an Dicke übertrifft, gleichmässig und ungemein fein granulirt; hierauf folgt das Entoplasma mit starker Körnelung und zahlreichen Einschlüssen (Taf. 17, Fig. 1).

Was die Abgrenzung der drei Schichten gegen einander anbelangt, so ist diejenige zwischen Ecto- und Mesoplasma immer eine recht deutliche, wenn auch vielfach gewundene und gezackte, die zumal in den pseudopodienartigen lobosen Vorstülpungen klar hervortritt. Die Grenze zwischen Meso- und Entoplasma (bisher Grenze zwischen Ecto- und Entoplasma genannt) ist nicht immer ebenso scharf, lässt sich aber immer mit genügender Sicherheit feststellen, da, wenn auch die charakteristischen entoplasmatischen Einschlüsse nicht gleich am Rande zahlreich genug auftreten, um die Grenze zu präcisiren, das Entoplasma schon durch seine gröbere Körnelung und die stärkere Tinction sich vom Mesoplasma abhebt. Ueber diese Grenze sagt BÜTSCHLI (l. c. p. 641), dass dieselbe „stets recht scharf sichtbar ist“.

Taf. 17, Fig. 3 zeigt auf einem mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Querschnitt durch ein *Myxidium* deutlich die drei concentrischen Schichten und deren Grenzen.

Wenn das bei der Färbung frischer Thiere erhaltene Bild sehr klar ist (bei zunehmender Tinction nimmt die deutliche Scheidung ab), so kann man sich doch auch an ungefärbten Exemplaren von dem Vorhandensein des Mesoplasmas überzeugen; es ist nicht immer nur eine schmale Grenzschrift, sondern, bei starker Entwicklung des das Entoplasma umgebenden Theils, eine Schicht von bedeutender Mächtigkeit; in schmalen, pseudopodienartigen Fortsätzen (Taf. 17, Fig. 1 *ap*) bildet es sogar die Hauptmasse, der das Ectoplasma nur als Käppchen aufsitzt.

BÜTSCHLI weist (l. c.) auf eine eigenthümliche Erscheinung hin, die er an einem platt gedrückten *Myxidium* (mit, wie die Zeichnung zeigt, stark entwickelter hyaliner Schicht) beobachtete: es verbreiteten sich nämlich von der schmalen, röthlichen Grenzschrift „zahlreiche, in ziemlich regelmässigen Abständen entspringende Ausläufer durch das Ectoplasma, welche, sich mehrfach verästelnd und unter einander anastomosirend, bis zu der Ectoplasmaoberfläche zu verfolgen waren. Das Ganze machte den Eindruck, als wenn sich ein System von mit heller Flüssigkeit erfüllten Canälen durch das Ectoplasma verbreitete“. Bei einem mit Eosin auf oben beschriebene Weise behandelten *Myxidium* konnte ich nun dasjenige deutlich beobachten, was meine Taf. 17, Fig. 2 zeigt und was mit der Zeichnung BÜTSCHLI's (81, fig. 28) sicher identisch ist. Ich sah von dem Mesoplasma, welches, proportional der breiten hyalinen Schicht, recht stark entwickelt war, unmittelbar eine grosse Zahl verzweigter und anastomosirender Aeste abgehen, die ich bis an die Oberfläche verfolgte und die auch die gleiche Färbungsnance zeigten wie das Mesoplasma selbst, sich deutlich von dem fast ungefärbten Ectoplasma abhebend. Ich möchte daraufhin das Netz nicht für ein, eine Flüssigkeit enthaltendes Canalsystem halten, wenn es auch von geringerer Consistenz sein muss als das zähe Ectoplasma, wie ich später zu beweisen suche, sondern für ein mesoplasmatiches Gebilde.

Es wäre nun die Frage zu beantworten, in wie fern man die drei plasmatischen Zonen als gesonderte Gebilde, als selbständige Bestandtheile des *Myxidium* auffassen darf. Kann man von drei Arten von Plasma reden, oder muss man annehmen, dass das Thier aus einer einheitlichen plasmatischen Masse aufgebaut ist?

Hier kommt insbesondere eine Reihe von Arbeiten A. GRUBER's über Rhizopoden in Betracht. Diese Thiere haben unbedingt nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu den Myxidien; hebt doch PREIFFER bei der Beobachtung, dass bei Tinction mit Phloxinroth-Methylenblau

das Ectoplasma der Myxidien eine scharf hervortretende rothe Färbung annimmt, während das Entoplasma durch blaue Einschlüsse sich abhebt, hervor, man glaube eher „einen echten Rhizopoden vor sich zu haben, als einen nahen Verwandten der Gregarinen und Coccidien“ (91, p. 131). A. GRUBER stellt nun für diejenigen Rhizopoden, die eine Sonderung in Ecto- und Entoplasma zeigen, den Satz auf (86, p. 5): „Es kommt mir hier darauf an, es mit Bestimmtheit auszusprechen, dass eine Sonderung des Rhizopodenkörpers in morphologisch und physiologisch scharf geschiedene Zonen nicht vorkommt, und dass alle Deutungen, die in diesem Sinn gemacht worden sind, entschieden auf Täuschung beruhen.“ Diesem Satz GRUBER's möchte ich hier die These A. SCHUBERG's entgegenstellen (87, p. 349): „So wie nun im Körper der Metazoen die Bildung von gesonderten Organen stets auf eine Differenzirung der einzelnen Elemente, der Zellen, sich zurückführen lässt, so werden entsprechender Weise bei den Protozoen ‚Organe‘ durch besondere Differenzirungen des Protoplasmas, speciell meistens durch bestimmte Differenzirung seiner Structur, hervorgerufen. Auf einer solchen Sonderung beruht z. B. die Bildung einer ectoplasmatischen Schicht, wie sie von vielen Protozoen bekannt ist.“ Dieses wären die beiden entgegengesetzten Anschauungen, die in der Literatur vertreten sind, wenn man von den Darstellungen von A. BRASS, welcher das Vorhandensein von sechs in einander geschachtelten Plasmazonen annimmt, deren jeder eine scharf umschriebene physiologische Function zukomme, absieht.

Nicht, dass GRUBER überhaupt eine Scheidung des Plasmas des Protozoenkörpers in zwei Schichten verneinte: bei der Untersuchung von *Trichosphaerium sieboldii* SCHNEIDER (*Pachomyxa hystrix*) bemerkt er (83, p. 52): „Auf fig. 7 ist ein solches Exemplar abgebildet, an welchem ein äusserst regelmässig von Vacuolen durchsetztes Exoplasma zu bemerken ist, von dem die gleich noch näher zu besprechenden Pseudopodien ausgehen . . . . . Innerhalb desselben bemerkt man, scharf abgegrenzt, das von dem Nahrungsbrei braun gefärbte Entoplasma liegen.“ Auch sagt BÜTSCHLI (80—82, p. 98), auf den sich GRUBER (86) bezieht, dass „zahlreiche Amöben und amöbenartige Organismen eine von hyalinem Plasma gebildete Rindenschicht und ein körniges Entoplasma zeigen“. GRUBER kommt aber (85, p. 201) zu dem Schluss, dass diese Theilung in Zonen nur eine scheinbare sei: „Ich habe schon oben erwähnt, dass bei Amöben mit zäherer Sarcode die Körner und anderweitigen Einschlüsse nicht so leicht in die Pseudopodien und Vorsprünge hineinstürzen, wie bei dünnflüssigen

Formen. Uebrigens sieht man sie auch hier zuletzt sich vordrängen, und es ist nicht an eine vollkommene Scheidung zwischen zwei Schichten, einer äussern oder innern, zu denken, sondern auch hier giebt es nur eine Sorte von Protoplasma, aus welcher der ganze Körper besteht.“ Die Plasmaschichten könnten jeder Zeit leicht in einander übergehen (83, p. 52).

Dieser letztern Ansicht, dass nämlich die Schichten in einander übergehen können, möchte ich mich auch in Bezug auf die Myxidien anschliessen. Trotz der Aehnlichkeit der structurellen Verhältnisse zwischen einer Amöbe mit zähern Plasma und einem Myxidium, bei denen die einzelnen Theile (Schichten) dem Aussehen und dem Verhalten nach sich so nahe stehen, möchte ich aber für die Myxidien eine grössere Selbständigkeit der einzelnen Schichten in Anspruch nehmen.

Ich nehme für das *Myxidium*, ebenso wie GRUBER für die Amöben, trotz der Scheidung in drei Schichten, den Aufbau des Körpers aus einem einheitlichen Plasma an. Man kann bei andauernder Beobachtung der Myxidien sehen, wie Thiere, die mit breiter ecto- und mesoplasmatischer Zone umgeben waren, allmählich dieselbe zu verengen im Stande sind — andere hingegen eine solche in höherm Maasse ausbilden. Einen Hinweis hierauf bietet auch der Befund, dass die am Harnblasenepithel festsitzenden Individuen, selbst bei bedeutenden Dimensionen, meist eine nur schwach entwickelte äussere Schicht aufweisen, die sie dann, beim Uebergang zum freien Flottiren im Harn, reichlich ausbilden. Dieser Vorgang lässt sich insbesondere am Ansatzende, das beim festsitzenden Thier kein Ectoplasma zeigt, verfolgen. Bei festsitzenden Thieren, die eben in der Nahrungsaufnahme begriffen sind, wird das meiste Plasma zur Assimilation herangezogen und füllt sich mit den specifisch entoplasmatischen Einschlüssen, zugleich die Structur der innern Schicht annehmend; bei der freien Bewegung im Harn hingegen entwickelt das *Myxidium* reichlich die die Locomotion bewerkstelligende, Pseudopodien und Haarfortsätze bildende Rindenschicht. Man muss also voraussetzen, dass die Plasmamasse je nach Bedürfniss die eine oder die andere Erscheinungsform annehmen kann, die beide in einander überzugehen vermögen.

Das Entoplasma ist diejenige der drei Zonen, die die geringste Consistenz besitzt; das zeigt sich besonders deutlich bei Färbung eines frischen, zerrissenen Exemplares: im Innern dringt die Farbe bedeutend rascher vor als in den äussern Schichten. Die bedeutendste Consistenz hat das Ectoplasma, welches, wohl am wasserärmsten, am stärksten

refringirt, gleichwie das Sporoplasma um so mehr glänzt, je mehr es sich contrahirt hat, d. h. je consistenter es geworden ist. Wenn ich darum für das Ectoplasma gegenüber der innersten Schicht eine abweichende Structur in Anspruch nehmen möchte, so kann ich mich auf J. KUNSTLER stützen, der über protoplasmatische Structuren bei Protozoen sagt (87, p. 1009): „à la périphérie du corps de ces organismes se trouvent des couches compactes présentant la structure alvéolaire typique, dont la régularité est quelquefois remarquable. Dans les régions plus internes, ces petites cavités se dilatent et l'on y remarque souvent aussi une tendance de disjonction, sorte de désagrégation en corpuscules simples ou composés, plongés dans du liquide“.

Das Mesoplasma seiner Consistenz nach zwischen die beiden andern Schichten zu stellen, veranlassten mich mehrere Erwägungen: 1) kann ich es nicht für eine Flüssigkeit halten, da ich nie die Molecularbewegung der die feine Körnelung bildenden kleinen Körper sah, — während GRUBER diese Bewegung schon bei Amöben mit dünnflüssigem Protoplasma (*Amoeba fluida*, 85, p. 219) beobachtete; 2) die Structur der Haftenden, auf die ich weiter unten zu sprechen komme; 3) weil das Mesoplasma ein Uebergangsstadium im Verfestigungsprocess des Ento- zum Ectoplasma darstellen muss; 4) weil es sich bei der Tinction als solche Zwischenstufe verhält, mehr Farbe annimmt als das Ectoplasma, ohne sich aber so schnell zu färben wie das wenig consistente Entoplasma.

Die Annahme, dass das Protoplasma so verhältnissmässig schnell, wie man manchmal die hyaline Zone wachsen und abnehmen sieht, seine innere Structur zu ändern vermöge, kann nicht als zu weitgehend angesehen werden, wenn man z. B. eine Beobachtung GURLEY's in Betracht zieht, die derselbe an *Chloromyxum leydigii* gemacht hat (94, p. 261): „examined in the bile they have the form of true plasmods, consisting of a diversely ramified, yellow globular protoplasm, movements exceedingly slow. A few minutes after being placed on the slide they suddenly undergo modification, throwing out an external layer of colorless refracting protoplasm, which suddenly protrudes filiform thin pseudopodia, which soon become more robust . . . . . It is important to note, that in some individuals the entire protoplasm is transformed, changing from globular and yellow to spongy and colorless, the several globules disappearing almost in an instant, changing directly into clear protoplasm, not growing smaller, as might be thought. This shows how rapidly the protoplasm may change its constitution“.

Da die drei protoplasmatischen Zonen durch Verdichtung (resp. allmähliches Flüssigwerden) in einander übergehen, so kann man auch nicht erwarten, die Grenzen zwischen denselben als durchweg scharfe Linien gezogen zu sehen; sie sind eben Uebergangsstellen — wobei aber der jeweilige Uebergang aus der einen Zone in die andere so schnell, auf so schmalem Raum vor sich geht, dass man doch von einer distincten Grenze reden kann.

Trotzdem ich also für die Myxidien ein einheitliches, den ganzen Körper aufbauendes Protoplasma annehme, unterscheide ich doch drei gesonderte Zonen, die, concentrisch gelagert, von verschiedener Structur sind: das Entoplasma, am dünnflüssigsten und körnerreichsten, enthält die charakteristischen Einschlüsse; das Mesoplasma, schon consistenter, führt nur noch eine überaus feine Körnelung; das zäheste Plasma, die Aussenrinde, ist ganz hyalin. Diese drei Schichten können in einander übergehen. Für die Dauer ihres Bestehens aber sind die beiden äussern Schichten structurell und physiologisch von der innersten Zone verschieden — ohne constant zu sein. Sie sind gleichsam der erste Versuch einer Körperdifferenzirung — temporäre Organe.

Wenn wir uns jetzt wieder der äussern Erscheinung der Myxidien zuwenden, so sehen wir zunächst die pseudopodien- und borstenähnlichen Fortsätze. Dass die breiten, bruchsackähnlichen hyalinen Massen eine deutliche Bewegung zeigen, hat BÜTSCHLI (81, p. 639), in Bestätigung der Angaben LIEBERKÜHN's, festgestellt; auch mir gelang es, sie oft und lebhaft in Bewegung zu sehen. Es ist hierbei nicht einmal unumgänglich, die Myxidien in der Harnflüssigkeit selbst zu beobachten; wenn BÜTSCHLI sagt, dass sie in relativ indifferenten Flüssigkeiten niemals Bewegung zeigen, so möchte ich darauf hinweisen, dass es in 0,6 proc. Kochsalzlösung meist gelingt, diese zu sehen, wenn man einige Zeit verstreichen lässt; Anfangs zeigen sie allerdings nach der Ueberführung in die Einschlussflüssigkeit keine Bewegung. Ich wies bereits darauf hin, dass die lobosen Pseudopodien zum grossen Theil aus Mesoplasma bestehen oder wenigstens zu gleichen Theilen aus beiden hyalinen Plasmaarten (Taf. 17, Fig. 1). Die feinen borstenförmigen, oft baumförmig verästelten Fortsätze hingegen zeigen eine rein ectoplasmatische Zusammensetzung; diese Schicht wird auch, ihrer zähen Consistenz wegen, am ehesten zum Aufbau so subtiler Gebilde geeignet sein. Das Vorhandensein des Zottenbesatzes scheint an gewisse Bedingungen gebunden zu sein; denn während manche Individuen ihn ganz entbehren (zumeist die frei flottirenden runden Thiere), zeigten andere einen Besatz an einem Körperende (meist am distalen Ende

der festsitzenden Exemplare); die dritten hingegen, und zwar vielfach langgestreckte, freie Individuen mit weniger entwickelter ectoplasmatischer Schicht, haben einen gleichmässigen Borstenbesatz am ganzen Körper. Dieser Besatz erinnert lebhaft an eine gleiche Erscheinung bei den Rhizopoden mit zäherer Aussenschicht, deren Ectoplasma mit dem der Myxidien recht ähnliche Structur haben muss, da (bei der Bewegung) eine ganz gleiche Erscheinung hervorgebildet wird. Ich glaube nicht, dass, wie GRUBER meint, der Borstenbesatz auf rein mechanischem Wege entsteht, indem das zähere Plasma bei der Bewegung am Hinterende „Fäden zieht“; dem widerspricht zum Theil das Vorkommen eines Besatzes am ganzen Körper der Myxidien. Die Zotten gehen allmählich durch dickere Formen, die an den Enden oft kolbenförmig anschwellen, in echte Pseudopodien über, wie man an neben einander liegenden Körperstellen verfolgen kann.

Dieser continuirliche Zottenbesatz ist es auch, der gegen die Annahme, das *Myxidium* sei mit einer Hülle umgeben, spricht. Bei den Amöben stellt zwar GRUBER eine überaus feine Hüllhaut fest, die durch Verfestigung der äussersten Plasmaschicht bei Berührung mit dem umgebenden Medium entstehe (85, p. 222); andererseits existirt auch bei einem frei lebenden, myxosporidienartigen Plasmakörper eine feine structurlose Membran — bei *Cystodiscus immersus* aus der Gallenblase von *Bufo aqua*; für *Myxidium lieberkühnii* möchte ich mich aber doch nicht der Meinung PFEIFFER's anschliessen, der (91, p. 127) von einer Hüllhaut bei *Myxidium* spricht. Es ist mir niemals gelungen, etwas Hüllenartiges zu constatiren, ohne es der Behandlung mit Reagentien zuschreiben zu müssen (so z. B. oft nach Behandlung mit Chrom-Osmium-Essigsäure); auch die Operation GRUBER's, mit welcher er die Hüllhaut von *Amoeba quarta* (85) nachwies, ergab nie ein Resultat; ich möchte daran festhalten, dass der Myxidienkörper nackt ist, was auch das vollkommene Fehlen von Durchbrucherscheinungen der Pseudopodien bestätigt, wie sie GRUBER bei umhüllten Amöben beobachtete.

Ebenso wenig wie ich das Vorhandensein einer Membran bei *Myxidium l.* bestätigen kann, vermag ich mich PFEIFFER's Ansicht anzuschliessen, dass das *Myxidium* ein durch Verschmelzung kleinerer Thiere entstandenes Plasmodium sei, in dem sich jeder einzelne Theil eine gewisse, recht weitgehende Selbständigkeit bewahre. PFEIFFER schreibt (91, p. 128): „die Sporulation ist nicht an einen bestimmten Reifezustand gebunden, sondern eine anscheinend regellos beginnende und andauernde. Letzteres erklärt sich aus der successiven Reifung

der zum Myxosporidienverband zufällig verbundenen Einzelschmarotzer“. Und (91, p. 17): „Grosse, grotesk gestaltete Plasmodien können an einem Ende allein Sporen enthalten, und erklärt sich dieses Vorkommen dadurch, dass eine Anzahl kleinerer Exemplare zusammenklebt, in dem Plasmodium aber jedes seine eigene Sporulation verfolgt.“ — Woher die Annahme, dass das *Myxidium* ein Plasmodium sei? Ich konnte nie etwas bemerken, was darauf hinwies, — finde auch in der Literatur (Angaben ausgenommen, die von der pflanzlichen Natur der Myxidien ausgingen) nichts die Plasmodiennatur des Thieres Bestätigendes. GURLEY bemerkt hingegen ausdrücklich (94, p. 99) bei Besprechung der GABRIEL'schen Ansicht, dass die Myxosporidien Myxomyceten seien: „as regards to relation of Myxosporidia to the Myxomycetes, is there any evidence that the Myxosporidium is a plasmode? In the diagnosis of the Myxomycete plasmode the following are the most important points: a) actual observation of plasmode formation by fusion of individuals. Now, not only has this never been seen in the Myxosporidia.“ Und in der Anmerkung ebendasselbst äussert er sich, auf PFEIFFER's Ausführungen über Fusion im Muskelfleisch der Barbe eingehend, dahin, das Vorhandensein von Fusionen, wie sie PFEIFFER (91, p. 108 u. 227) beschreibe, könne nicht als Beweis dienen, indem dies kein „zoologic“ Vorgang sei, „but secondary to common incapsulation, and is rather comparable to fusion of abscesses and ovarian cysts, where the adjacent walls disappear from pressure-atrophy, or otherwise“. Das einzige Factum, das für PFEIFFER's Ansicht sprechen könnte, ist das von KOROTNEFF über sein *Myxidium bryozoides* Mitgetheilte (92, p. 591—96); wenn er aber einerseits hier ein Zusammenfliessen einzelner kleinerer Plasmamassen zu umfangreichen Plasmodien beobachtet hat, so ist doch die Zugehörigkeit des Parasiten zu den Myxosporidien noch nicht erwiesen. Die für die Letztern typische Sporenstructur ist in der Beschreibung, die KOROTNEFF von den Melonenkern-förmigen Körpern giebt, nicht zu erkennen. Andererseits möchte ich hervorheben, dass man öfters Myxidien, dicht an einander gelagert, sich bewegen sieht, so dass die lobosen Fortsätze in einander greifen wie die Knöchel der einen Hand in die der andern; dennoch sieht man nie etwas, was auf Verschmelzung der äussern Zonen hindeutete — hierzu scheint das Ectoplasma an der Peripherie von zu zäher Consistenz zu sein. Auch bleiben die jungen Myxidien, die in ungeheurer Anzahl, dicht gedrängt, so dass sie sich oft gegenseitig abplatten, dem Harnblasenepithel anliegen, immer vollkommen gesonderte Individuen. Wenn übrigens ein Verschmelzen von Individuen

zu Plasmodien vorkäme, so müsste dieses am ehesten beim *Myxobolus mugilis*, der auf den Kiemen von *Mugil capito* parasitirt, eintreten, wo 2—3 einzelne Thiere in derselben Cyste dicht bei einander leben, und doch finde ich keine bezügliche Angabe.

Aber selbst wenn man ein Verschmelzen zulassen wollte, scheint es mir bedenklich, den Einzelindividuen im Plasmodium eine so weit gehende Selbständigkeit zuzuschreiben. Das Vorkommen örtlich begrenzter Sporulation liesse sich vielleicht dadurch erklären, dass das Plasma in verschiedenen Körpertheilen in verschiedenem Zustand in Folge der Nahrungsaufnahme ist. Findet man doch im differenzirten Ansatzende niemals Sporen, die sich vielmehr in den normal entwickelten mittleren und distalen Theilen bilden. Auch sind die Sporen bei frei flottirenden Individuen, selbst wenn sie bereits das differenzirte Ansatzende ganz zurückgebildet haben, stets nur an einem Ende oder an einem Ende und der mittlern Partie angehäuft — was auf die vor kürzerer Zeit stattgefundene Loslösung vom Epithel hinwies niemals aber an beiden Enden allein, und dies müsste doch bei den zum Plasmodium „zufällig vereinigten“ Individuen auch vorkommen.

Was das Festsitzen der Myxidien am Harnblasenepithel anbelangt, so muss man zweierlei Befestigung unterscheiden: erstens das Einsenken des einen Körperendes in stark hypertrophirte Zellen (Taf. 17, Fig. 13, 14), zweitens das Festsitzen der Thiere mit einem sohlenartig verbreiterten Ende. Die Zellen, in welche das *Myxidium*, ganz wie die Gregarinen, sein Vorderende einsenkt, sind stark hypertrophirt, weisen meist keinen Kern und überhaupt keinen Inhalt mehr auf — sie haben den Parasiten zur Nahrung gedient. Das Ansatzende ist, wie ich schon mehrfach erwähnte, bedeutend differenzirt und gleichsam zu einem besondern Organ umgebildet (Taf. 17, Fig. 8). Es besteht ausschliesslich aus Meso- und Entoplasma, Ectoplasma fehlt stets. Das Ganze ist deutlich längsgestreift (in Folge der parallelen Anordnung der Körnchenreihen); das Entoplasma hat sein typisches Aussehen verloren, zeigt nur noch wenige Einschlüsse, gar kein Hämatoidin — es macht ganz den Eindruck, als wenn das Ansatzende die aufgenommene Nahrung nicht assimilirte, sondern nur überleitete. Manchmal, wenn eine Stelle des Epithels sehr stark mit Myxidien besetzt ist (und diese lagern meist in Colonien bei einander), liegen die Parasiten auch in zwei Schichten über einander, indem die untern dem Epithel mit kurzem Ansatzende dicht aufsitzen, während die obere Reihe zwischen jenen hindurch dünne, lange Ansatzenden nach dem

Epithel hin aussenden, die oft länger sind als das übrige, die normale Structur aufweisende *Myxidium*.

Dass die Ausbildung des Ansatzendes mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung steht, beweist auch der Umstand, dass die dem *Distomum folium*, einem häufigen Parasiten der Harnblase, ansitzenden Myxidien ein solches nicht ausbilden.

Ausser den zahlreichen Kernen und der Grundkörnelung enthält das Entoplasma noch gelbe Fettkugeln und Hämatoidinkrystalle. Letztere sah ich stets im Innern der ersten, niemals frei, wie sie PFEIFFER (91, p. 132) gesehen; wenn die Krystalle sehr gross werden, bildet die Kugel allerdings nur einen schmalen Ueberzug. Zwei Krystalle in derselben Fettkugel wurden nur selten gefunden. Im Allgemeinen kann man den Satz aufstellen: keine Fettkugel ohne Hämatoidinkrystall. Auf welchem Wege letztere entstehen, bleibt, meiner Ansicht nach, einstweilen noch unbeantwortet; wenn PFEIFFER (ebendasselbst) sagt: „der soeben mitgetheilte Befund von noch wohlerhaltenen Blutkörperchen in den jungen Myxosporidien wird uns den Weg andeuten, auf welchem sie an ihren Ablagerungsort gekommen sind“ — so kann dieser bei der Lebensweise der Parasiten die grosse Menge von Hämatoidin nicht erklären. Die Myxidien sitzen mit dem Vorderende nur in den obersten Epithelschichten fest, gelangen in erwachsenem Zustande niemals tiefer hinein: auf welchem Wege sollten sie dann die das ganze Leben der Thiere hindurch beständig zunehmende Hämatoidinmasse ansammeln?

Wie dem auch sei, die Krystalle nehmen an Zahl immer zu und liegen im Innern der zahlreichen Kugeln, die das ganze Entoplasma zuweilen total erfüllen und die ich als Ausscheidungsproducte der Myxidie ansprechen möchte.

Fettige Körper sehen wir bei den Protozoen überhaupt nicht als Nahrungsstoffe verwendet. MEISSNER (88, p. 507) versuchte es, Amöben mit Oeltropfen zu füttern (*Amoeba princeps*), fand aber, dass die aufgenommenen Oeltropfen von keinem einzigen der Versuchsthiere verwandelt wurden. Er citirt GREENWOOD (On the digestive process in some Rhizopodes): „fat globules are not digested by *Amoeba*“. Ebenso sehen wir auch bei Gregarinen im Entoplasma fast immer gelb gefärbte Fettkugeln, von denen LEGER (92, p. 86) sagt, sie würden niemals als Nahrung verbraucht, weder beim Leben des Thieres noch während der Sporulation in der Cyste. Sobald der Sporoduct der Letzteren gebildet sei, legten sie sich seiner Basis an, und im Augenblick des Sporenaustrittes drängte die Masse in die Röhre hinein „semblant

ainsi jouer le rôle de corps lubrifiant, destiné à faciliter la sortie des spores“.

Hier haben also für den Protozoenkörper unbrauchbare Ausscheidungsproducte eine secundäre Verwendung gefunden, sie sind dem Thier von Nutzen. Desgleichen sehen wir auch bei den Amöben die Sandkörper etc., die das Thier auf seinem Wege sammelt, aufgespeichert, mit dem Zweck, wie GRUBER ausführt, erstens dem Weichkörper als Stütze zu dienen, zweitens wohl auch bei der Zerkleinerung der Nahrungspartikelchen mitzuwirken; diese Function schreibt GRUBER selbst den Krystallen, die in Amöben oft vorkommen (so zahlreich z. B. bei *Amoeba crystalligera*), zu. Diese Verwendung würde bei *Myxidium lieberkühnii*, das erstens ein sehr consistentes Ectoplasma hat, zweitens nicht in der Lage ist, geformte Nahrungstheile aufzunehmen, in Fortfall kommen; wir müssten also nach andern Ursachen der massenhaften Aufspeicherung von Ausscheidungsproducten, die mit dem Wachsthum der Thiere successiv zunimmt, suchen. Hier möchte ich erstens anführen, was M. MEISSNER (88, 503) über solche Einschlüsse im Protozoenkörper und deren physiologische Bedeutung ausführt: „Ich möchte noch anführen, dass durch Anhäufung grosser und fester Partikel in der Mitte des Plasmas die Oberfläche des Rhizopodenkörpers, die dem Gasaustausch und der Ernährung durch Endosmose hauptsächlich dient, vergrössert wird.“ Beim Wachsthum der Myxidien auch muss sich mit der Grössenzunahme das Verhältniss zwischen Masse und Oberfläche, welch letztere die Athmung bewerkstelligt, immer ungünstiger gestalten. Durch den Einschluss von Körpern, die selbst keinen Gasaustausch brauchen, wird der Fehler einigermaassen corrigirt. Ich glaube nicht zu weit zu gehen, wenn ich zumal dem Mesoplasma eine respiratorische Function zuschreibe, indem doch das feinverzweigte, bis an die Oberfläche vordringende Netz eines leichter flüssigen Plasmas dazu mehr geeignet ist als das zähere Ectoplasma. Die Frage, ob das Mesoplasma auch excretorisch functionirt, da doch ausscheidende Vacuolen den Myxidien fehlen, Flüssigkeitsansammlungen hingegen im Entoplasma niemals auftreten, bleibt noch offen; wenn man manchmal am Rand des Entoplasmas helle Bläschen entstehen sieht, die langsam bis zur Oberfläche emporsteigen, so möchte ich dies für keinen normalen Process, vielmehr für eine Zerfallerscheinung halten.

Der Plasmakörper nimmt aber immer mehr an Umfang zu, und bald müssen die Einschlüsse nicht mehr genügen, um die oben erwähnte Oberflächenvergrösserung in entsprechendem Maasse zu be-

werkstelligen. Das *Myxidium* erleidet, ausser der weiten Auseinanderzerrung des Entoplasmas, eine steigende Erschwerung der Athmung. Hier tritt nun eine Erscheinung, die ich als Regenerationsprocess des Myxidienplasmas auffassen möchte, zur Beseitigung obiger Missstände auf: die Vermehrung durch Knospung.

Ich bemerkte am Anfang dieser Arbeit, dass ich die Knospung der Myxidien in den Wintermonaten beobachtete, und zwar an grossen Exemplaren, die mit den Excretionen ganz überfüllt waren. Sporen wurden in den betreffenden Individuen nicht gefunden — das ganze Entoplasma war eben von gelben Kugeln mit Hämatoidineinschluss erfüllt. Da um diese Zeit bei den Myxidien überhaupt meist ein Ruhezustand in der Sporulation eintritt, so könnte man bei ihnen gleichsam von einem (wenn auch unregelmässigen) Generationswechsel sprechen, indem Fortpflanzung durch Sporulation und durch Knospung abwechseln.

Der Eintritt der Knospung (Taf. 17, Fig. 4 u. 5) ist, wie ich oben darzulegen versuchte, ein durch innere Verhältnisse bedingter Vorgang. Die Loslösung der Knospen geht hierbei recht rasch vor sich, indem ich im Verlauf einer Stunde die freien Plasmakugeln entstehen sah. Sie legen sich als breitbasige Hügel an, in die ein vom Entoplasma losgetrenntes Häufchen der Einschlüsse (ohne sichtbare Hämatoidinkrystalle) eintritt; die Knospe trennt sich dann von dem Mutterthier entweder durch einfache Ablösung, oder aber die Basis schnürt sich zuerst zu einem schmalern Stiel zusammen, der sich dann der Länge nach spalten kann; hierauf reisst ein Strang nach dem andern, und die Knospe wird frei. Diese nimmt immer Kugelgestalt an und besteht aus einer hyalinen Randzone und einer innern entoplasmatischen Lage, die aber, weil ohne Hämatoidin, noch recht hell ist. Die Hauptmasse der Hämatoidin-haltenden Fettkugeln bleibt nach Abtrennung der Knospen, die ungemein zahlreich sind, zurück; was aus ihr wird, weiss ich nicht anzugeben. Die Theilnahme des Mesoplasmas an diesen Vorgängen konnte ich seiner Zeit nicht bestimmen, da ich damals auf dasselbe noch nicht aufmerksam geworden war.

Von diesen Knospen sind Zerfallsproducte der Myxidien, die sich unter ungünstigen Verhältnissen unter dem Deckglas (oder auch kurze Zeit nach dem Tod des Hechtes in der Harnblase) bilden, zu unterscheiden; sie bilden auch runde Plasmakugeln von etwa der gleichen Grösse oder auch grösser als die Knospen — enthalten aber kein Entoplasma, indem beim Zerfall die hyaline Schicht in solche Kugeln

zerfließt, während das einschlussreiche Entoplasma langsam zu körniger Masse zerfällt.

Als Knospen liessen sich zum Theil wohl auch die Jugendstadien erklären, die in ungeheurer Anzahl die ganze Blasenwand bedecken, und ich möchte diese Deutung derjenigen PFEIFFER's gegenüber aufrecht erhalten. Bevor ich aber auf Letztere eingehe, die sich auf die Sporulation stützt, möchte ich kurz Einiges über die Sporenbildung selbst vorausschicken.

Die Myxidien bilden ihre Sporen zu je zweien in jedem Pansporoblasten, wie die meisten Phaenocystes. Auf die Bildung der Pansporoblasten (Sporoblasten BÜTSCHLI's) komme ich bei den Myxobolen zurück und möchte hier nur hervorheben, dass die Pansporoblasten mit einem deutlich doppeltcontourirten Häutchen umgeben sind, was allerdings erst festzustellen ist, wenn der Pansporoblast sich losgelöst hat und frei schwimmt. Die Sporen liegen einander mit den concaven Flächen an, so dass meist nur die Spitzen sich berühren. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass es mir vielfach gelang, eine Scheidewand im Pansporoblasten nachzuweisen, die die beiden Sporen von einander trennte, bald den ganzen Hohlraum durchzog, bald nur ein Stück weit hineinragte (Taf. 17, Fig. 10 u. 11). Neben der normalen Sporenlagerung kommen noch verschiedene Abweichungen vor, die zuletzt zu der Lagerung in Taf. 17, Fig. 11 führen können.

Die normalen Sporen sind spindelförmig. Eine Zweiklappigkeit der Schale konnte ich nie bemerken, obgleich PFEIFFER, nach seiner Beschreibung des Ausschlüpfens des Sporoplasmas zu urtheilen (91, p. 132), eine solche anzunehmen scheint; GABRIEL, der das Ausschlüpfen ebenfalls gesehen hat, giebt im Gegentheil eine Auflösung der Sporenhülle an, ohne jede Oeffnung von Klappen. Das Sporoplasma, in dem ich, in Bestätigung der Angabe THÉLOHAN's, zwei Kerne fand, ist unsymmetrisch gelagert (Taf. 17, Fig. 15, *a*, *b*); es stellt nicht, wie bei den Myxobolen, eine rundliche Masse dar, sondern bildet eine viereckige Platte mit eingebogenen Seitenbegrenzungen, die der einen Seite der Spore stark genähert ist, so dass neben ihr auf der andern Seite ein leerer Raum entsteht, in dem die beiden glänzenden Körner liegen, die wohl richtig als Kerne der polkapselbildenden Plasmatheile gedeutet wurden. Eine Vacuole scheint, entgegen der Ansicht THÉLOHAN's, der das Fehlen derselben sogar zum specifischen Merkmal der Myxidien machte, vorhanden zu sein. Als solche ist wohl, wie in den analogen Fällen bei Myxobolen, BÜTSCHLI's „Kern“ zu deuten (81, tab. 31, fig. 32), nur dass sich hier die Vacuole nicht

mit Iod färbt. Auch ich sah oft einen runden, hellen Fleck im Sporoplasma, wenn dieses weit ausgebreitet und daher weniger glänzend ist. Die Sporen sind manchmal monströs ausgebildet, indem sie stark bauchig werden und sich verschieden krümmen (Taf. 17, Fig. 15 *c* u. *d*), manchmal auch, im Anklang an *Myxidium incurvatum*, die beiden Spindelenden nach verschiedenen Seiten beugen, so dass die Längsaxen der Polkörper zur Axe des Sporoplasmas nach verschiedenen Seiten unter einem Winkel geneigt sind (92a, p. 1093). Wenn man Pansporoblasten mit zwei Sporen findet, von denen die eine nur ein Polkörperchen hat (Taf. 17, Fig. 9 *b*), so halte ich dies für eine noch unvollendete Ausbildung, nicht für eine Atrophie, da man dieser Erscheinung sehr häufig begegnet, ausgebildete Sporen aber, frei flottierend, mit nur einem Polkörper mir niemals aufstiegen. Die Sporen BALBIANI'S mit vier Kapseln, zu je zwei an jedem Ende, halte ich für eine Doppelspore mit eng einander anliegenden Sporen; man findet alle Uebergänge mit immer mehr abnehmendem Zwischenraum zwischen den beiden Sporen, so dass sich das Bild in Taf. 17, Fig. 15 *e* leicht erklärt.

Wenn man auch annehmen muss, dass die Pansporoblasten oft in toto frei werden, indem man solche, wie gesagt, umherschwimmend findet, so scheinen die Sporen doch am häufigsten einzeln oder zu Paaren vereinigt nach Oeffnung des Pansporoblasten ausgestossen zu werden; hierauf weist erstens das vorwiegende Vorkommen freier Sporen hin, zweitens das Bild in Taf. 17, Fig. 12, das nach lebendem Material aufgenommen wurde und nicht selten ist. Die mehr nach innen zu liegenden Pansporoblasten scheinen sich an Ort und Stelle zu öffnen, ohne an die Oberfläche zu treten, und man sieht dann oft Sporen aus dem Plasma heraustreten, mit dem einen Ende noch in dasselbe eingesenkt.

Was geschieht nun weiter mit den Sporen, und wie muss man sich den Entwicklungsgang der Myxidien vorstellen?

Darauf bezügliche Angaben finden wir bei GABRIEL, BÜTSCHLI, BALBIANI und PFEIFFER, wobei der Letztere einen vollen Entwicklungscyclus festzustellen suchte.

GABRIEL theilt, wie oben erwähnt, seine Beobachtungen über das Ausschlüpfen des Sporoplasmas mit, die auch PFEIFFER, wenn auch unter Modificirung der Umstände, bestätigt; andererseits legt auch ein Analogieschluss von den Gregarinen auf die nahe mit diesen verwandten Myxosporidien die Annahme nahe, dass das *Myxidium* seinen Lebenslauf mit einem amöbenartigen Stadium beginnt. Gegen die

Ausführungen PEEIFFER's über die weitem Schicksale der Amöbe (91, p. 129 u. 130) erheben sich aber manche Zweifel, während ich glaube, einen Theil der Angaben ganz ablehnen zu können.

Nach PFEIFFER geht die weitere Entwicklung als vollkommene Autoinfection vor sich und zwar auf zwei Wegen: als Epithelialinfection der Harnblase, gleich den bei Gregarinen bekannten Zuständen, und durch Blutkörperinfection.

Die Epithelialinfection ist nach PFEIFFER keine typische: er konnte in den ersten Stadien Zellkern und Eindringling durch Tinction nicht von einander unterscheiden; er charakterisirt das Anfangsstadium dadurch, dass die Zellen glänzend und lappig würden. Bei weiterem Wachsthum des Parasiten hypertrophire die Zelle ungeheuer, bis zum 30fachen ihrer normalen Grösse, bis endlich der Fremdkörper sie ganz ausfülle, wobei die rundliche Form des Parasiten durch die straff gespannte Zellwand bedingt werde. In dem Parasiten bildet PFEIFFER zugleich einen grossen Kern mit Kernkörperchen ab (in fig. 52 a, p. 127).

Ich möchte die von PFEIFFER gesehenen Bilder auf zwei Erscheinungen zurückführen: erstens auf die der Epithelwand von aussen anhaftenden Jugendstadien — zweitens auf erwachsene Myxidien, die ihr Vorderende in das Epithel, wie oben beschrieben, eingesenkt haben.

Das in fig. 52 a reproducirte Bild erhielt PFEIFFER an einer über ein Korkstück in toto gespannten Harnblase. Diese Beobachtungsweise ist weniger geeignet, ein deutliches Bild über die Verhältnisse der Lagerung nach der Tiefe zu geben. Ich sah denn auch auf Schnitten, dass die grossen, stark hypertrophischen Epithelzellen, die ganz von dem Parasiten ausgefüllt werden sollten, gar keine Epithelzellen, sondern eben junge Myxidien waren, die dem Epithel aufsassen — man kann bei sorgsamer Untersuchung von Schnitten überall die Grenze des Epithels unter den Myxidien continuirlich verfolgen, wenn dies auch stellenweise, zumal dort, wo die Epithelialwand stärker gefaltet ist, sehr erschwert wird: in den engen und tiefen Falten, die sich oben an der Mündung oft stark überneigen, scheinen wirklich eine Anzahl von runden Myxidien in der Epithelschicht, und zwar bis zu bedeutender Tiefe herab, eingeschlossen zu liegen — es lässt sich aber auch hier die Epithelgrenze schliesslich stets um die ganze Ansammlung herum verfolgen <sup>1)</sup>. Auf Querschnitten durch eine stark inficirte

---

1) BRAUN (Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl., 1894) deutet die fig. 52 PFEIFFER's auf dieselbe Weise; die einzelne, links abgebildete

Harnblase fand ich Bilder, die den von PFEIFFER gegebenen genau entsprachen, mir aber eine andere Deutung nahe legten (Taf. 17, Fig. 13 u. 14). Die Abbildungen zeigen Theile von dünnen Querschnitten (nicht über  $7\ \mu$ ) und, nach der Angabe PFEIFFER's, stellenweise Anhäufung von Infectionen. Ich möchte aber annehmen, dass dabei keine intracelluläre Infection durch Jugendstadien vorliegt, sondern dass die Zellen von entwickelten Myxidien angegriffen werden — mit einem Wort: dass man es nicht mit einem Einschluss der Myxidien in Zellen zu thun hat, sondern mit Individuen, die ihr Ansatzende in Zellen gesenkt haben. Wenn ein solches *Myxidium*, dessen unteres eingesenktes Ende verbreitert ist, durch den Schnitt unter spitzem Winkel getroffen wird, und zwar kurz vor der Austrittsstelle aus dem Epithel, so muss ein Bild entstehen, das uns ein Stück Myxidienplasma im Innern des Epithels, innerhalb einer Zelle zeigt; trifft der Schnitt den Parasiten etwas höher, wo er bereits ausserhalb der Zelle liegt, so scheint es, als wenn ein solcher eingeschlossener Körper aus der Zelle hinausflüsse, alle Eigenthümlichkeiten des Myxidienplasmas bereits aufweisend — die den Epithelzellen entschlüpfenden Myxidien PFEIFFER's.

Das Stadium, wo das *Myxidium*, in Epithelzellen mit differenzirtem Vorderende eingesenkt, festsetzt, legt einen Vergleich mit den Gregarinen sehr nahe; nur dass bei den Gregarinen das festsetzende Stadium in jedem Entwicklungszyclus bloß einmal vorkommt, was hier bei den Myxidien nicht der Fall zu sein scheint. Die Gregarinen verlieren, wenn sie das sesshafte Leben aufgeben, den vordern Theil, mit dem sie sich befestigen, so dass dann eine Polycystidee — einer Dicystidee, die Dicystidee einer Monocystidee gleicht; beim *Myxidium* wird nichts abgestossen, der früher differenzirte Theil wieder dem übrigen Körper assimiliert. Da wir nun sowohl Individuen von bedeutenden Dimensionen neben kleinen am Epithel haften sehen, andrerseits im Harn kleine Thiere neben grossen, in voller Sporulation oder auch schon in Knospung begriffenen flottirend finden, so müssten wir es als nicht ausgeschlossen betrachten, dass die Myxidien mehrfach den Anheftungsprocess durchmachen.

Vielfach sieht man Myxidien noch auf andere Weise am Epithel festsitzen — indem sie eine sohlenartige Verbreiterung des Vorderendes hervorbilden. Das Plasma der Sohle und des Fusses, die diese

Zelle, die nach PFEIFFER ein eingeschlossenes Myxosporid und den zerklüfteten Zellkern enthalten soll, sei eine normale Zelle: das sogenannte Myxosporid sei der Zellkern, der „zerklüftete Epithelkern“ irgend ein Fremdkörper von unbekannter Herkunft.

mit dem übrigen Körper verbindet, ist nicht streifig differenzirt, wie das typische Ansatzende, zeigt aber schon eine viel geringere Zahl von Einschlüssen als das normale Entoplasma. Es bliebe zu entscheiden, ob man nicht in dieser Art der Anheftung ein Vorstadium des typischen Processes — des Einsenkens — sehen muss, ob nicht die Sohle eine Vorstufe des Ansatzendes sei. Einen ähnlichen Fall müsste man auch in BÜTSCHLI's Abbildung (81, tab. 31, fig. 30) sehen.

PFEIFFER giebt noch eine zweite Art der Verbreitung der Myxidien im Hecht an — das Einwandern des den Sporen entschlüpfenden Sporoplasmas in Blutkörperchen des Wirthes. Hier sollen sie, den Kern zerstörend, allmählich an Grösse zunehmen, bis sie die ganze Hülle anfüllen, diese zuletzt sprengen und, auf solche Weise frei werdend, zur weitem Infection beitragen. Directe Infection von Blutkörperchen gelang es mir nicht zu beobachten.

Wenn wir die Angaben PFEIFFER's betrachten, so erscheint es überraschend, dass dasselbe *Myxidium* zwei so weit auseinandergehende Fortpflanzungsarten haben sollte: erstens durch directe Zellinfection, zweitens durch Verbreitung im Blutstrom. Selbst aber wenn die erste Art nach der oben versuchten Deutung dessen, was PFEIFFER beschrieb, fortfällt, bleiben gegen die Blutkörperinfection grosse Bedenken<sup>1)</sup>. Das massenhafte Vorkommen kleiner und kleinster Myxidien in der Harnblase liesse sich auf die Knospung zurückführen, die ja ausschliesslich zur weitem Infection desselben Wirththieres dienen könnte, da das nackte Plasma nur in seiner ursprünglichen Umgebung leben kann und bei Entleerung nach aussen, wo eine Verbreitung der Infection möglich wäre, absterben muss: sollte es da angebracht sein, auch die Sporulation in den Dienst der Autoinfection durch den Blutkreislauf zu stellen? Ich möchte, wie es bisher geschehen, den Sporen, deren Plasma die Blutinfection bewerkstelligen soll, eine andere Function zuschreiben: die Knospung für die Autoinfection — die Sporulation für die Verbreitung der Species, für die auswärtige Infection.

Wenn PFEIFFER durch 4—12stündiges Erwärmen bis 24° eine Oeffnung der Sporen im Harn hervorrufen konnte sowie auch das Heraustreten des Sporoplasmas, so bleibt zu entscheiden, ob dies ein Vorgang ist, der im Harn auch unter normalen Verhältnissen eintritt? Ich möchte die Frage verneinen. Niemals findet man im Harn, bei

---

1) BRAUN weist (l. c.) darauf hin, dass es durchaus nicht feststehe, welcher Art die Infection der Blutkörperchen sei, ob die auschlüpfenden plasmatischen Körper sich zu Myxosporidien entwickelten; mir gelang es nie, auch nur inficirte Blutzellen in Präparaten zu sehen.

keinem Infectionsgrad und zu keiner Jahreszeit, Sporen, die im Auschlüpfen begriffen wären, niemals auch geöffnete Sporenschalen. Abgesehen davon, dass die Bildung einer festen, schwer aufbrechenden, selbst für scharfe Reagentien schwer zerstörbaren Sporenschale bei der von PFEIFFER angegebenen Autoinfection durch das Sporoplasma unzweckmässig wäre, würde auch das Vorhandensein der Polkapseln völlig überflüssig sein. Sollten die Polfäden dazu dienen, ein Fortschwimmen der Sporen zu verhüten, um die Autoinfection zu erleichtern? Niemals sieht man die Polfäden innerhalb der Harnblase ausgestossen. Es ist aber kaum anzunehmen, dass ein so constant entwickeltes Organ, das die ganze Classe der Myxosporidien geradezu charakterisirt, hier vollkommen zwecklos sein sollte.

Man muss vielmehr, wie es bisher, wenn auch in verschiedener Weise, geschah, den Polkörpern eine specielle Function zuschreiben, und zwar davon ausgehend, dass die Sporen zur Verbreitung der Species bestimmt sind. An Letzterm möchte ich festhalten, gestützt auf GURLEY, der (87 a, 90) ausdrücklich sagt: „the spore is the means by which such dispersal is effected“. Die Verwendung der Polkörper wurde verschieden aufgefasst, und in der Hauptsache wurden 5 Anschauungen ausgesprochen: die Polfäden bewirkten 1) die Fortbewegung der Spore im Wasser, gleich den Flagellen niederer Thiere; 2) die Befestigung der Spore; 3) Fortbewegung der Sporen, indem die Fäden sich vorn befestigen und, ausschnellend, die Spore rückwärts schleudern (erfolgt die Befestigung in gestrecktem Zustand, so bewegt eine Zusammenziehung die Spore vorwärts), ausserdem Befestigung; 4) sie hätten geschlechtliche Function, indem sie etwa den Antherozoiden gleichgestellt werden; 5) erkennt MINGAZZINI (90, p. 163) den Polkörpern überhaupt keine Function im Interesse des Sporoplasmas zu, da er sie selbst als die Myxosporidienkeime, welche den Sichelkeimen der Gregarinen entsprächen, schildert, wobei er das Sporoplasma dem Restkörper gleichstellt. Hiermit will er das von BALBIANI beobachtete Austreten der Polkörper aus den Sporen erklären. Da aber der „Restkörper“ wiederholt im activen Austreten begriffen beobachtet wurde, da er in der Spore (wie ich weiter unten zeigen werde) und ausserhalb derselben sich amöboid bewegt und zwei Kerne einschliesst, da andererseits die Polkörper nach LIEBERKÜHN's Angabe bei Oeffnung der Spore vollkommen regungslos und kernlose Gebilde sind — so glaube ich, auf MINGAZZINI's Deutung nicht eingehen zu können und die Polkapseln nur als Organe der Spore, nicht als Fortpflanzungskörper betrachten zu müssen.

Ich möchte von den angeführten Anschauungen nur die zweite, welche von BÜTSCHLI herkommt, acceptiren. In einer selbständigen Bewegung, ob nun im Sinne der ersten oder der dritten Meinung, sind die Polkörper wohl nicht fähig, da sie starre, elastische Gebilde ohne Kern sind (der Kern der Protocyste, wie GURLEY das die Polkörper bildende Plasma zu nennen vorschlägt, wird abgestossen und liegt frei im Sporenhohlraum). Für die von BÜTSCHLI aufgestellte Hypothese, dass die Polfäden zur Anheftung dienen, spricht hingegen das Factum, dass, wie ich bestätigen kann, die Polfäden nach längerem Liegen in Wasser ausschnellen. Ausserdem könnten die ausgeschnellten Fäden auch noch als hydrostatischer Apparat dienen, um die Verbreitung der Sporen durch die Strömungen zu erleichtern.

Den Grund des Ausschnellens der Spiralfäden sucht GURLEY wohl richtig im innern osmotischen Druck; dass auch Wasserentziehung dasselbe hervorrufen kann, beweist das Hervortreten der Fäden in Alkohol; Erwärmung wandte ich mit demselben Erfolg an. Hierbei verkleinert sich das Volumen der Polkapseln merklich, was auf die Elasticität der Wandung derselben hinweist.

Ich möchte also, das Obige recapitulirend, meine Anschauung in den Satz zusammenfassen: die Sporen sind die Organe der Myxidien, die ihnen zur weitem Verbreitung der Species dienen, während die Knospen die Autoinfection der Harnblase bewerkstelligen; die Polkapseln dienen hierbei den Sporen als Anheftungsorgane. — Ich möchte zum Schluss noch auf das Verhalten anderer Myxosporidien, der Myxobolen, hinweisen, welches es mehr als wahrscheinlich macht, dass auch die Sporen der Myxidien nach aussen gelangen. Wenn man Myxobolenkapseln von den Kiemen oder inficirte Eier aus dem Ovarium von *Esox lucius* in Wasser legt, so sieht man nach einiger Zeit, die für die verschiedenen Species verschieden ist, sich an einer Stelle eine kleine Oeffnung bilden, aus der sich der teigige, weisse Inhalt wurmförmig herausdrängt; der schliesslich ganz ins Wasser entleerte Inhalt wird dann allmählich dünnflüssiger. Die Zeitdauer bis zum Platzen der Hülle variirt zwischen  $\frac{1}{2}$  Stunde und ca. 6 Stunden und ist auf ein Quellen des Inhalts zurückzuführen; daher haben die grossen Eier, die vom Parasiten nicht so dicht angefüllt werden wie die Kiemenkapseln, eine längere Infiltrationsdauer. — Hier gelangen also die Sporen normal unbedingt in das freie Wasser, um die Infection zu verbreiten.

Wenn wir die Sporen von der Autoinfection der Harnblase, in der das Mutterthier wohnt, ausschliessen, so fällt auch PFEIFFER'S

Unterscheidung von zweierlei Jugendformen im Harn (91, p. 130): „die zahlreichen Jugendformen, die sich im Inhalt des Schleimes auf der Harnblasenwand sich finden, rund von Gestalt, beziehen sich auf diesen Ursprung (nämlich auf die von PFEIFFER kurz zuvor beschriebene Blutkörperinfection); die grössern Exemplare, noch rundlich, sind aus Epithelzellen ausgefallen,“ — abgesehen davon, dass man wohl kaum aus der verschiedenen Grösse von Jugendstadien auf deren verschiedene Genese schliessen kann.

Das *Myxidium lieberkühnii* liesse sich also folgendermaassen charakterisiren:

Die Myxidien sind plasmatische, hüllenlose Körper, aus einheitlichem, vielkernigem und amöboid beweglichem Plasma aufgebaut, das in drei concentrische Zonen zerfällt, Ecto-, Meso- und Entoplasma, die nicht absolut von einander getrennt sind, sondern in einander übergehen können. Die Schichten sind physiologisch verschiedenwerthig, die Einschlüsse des Entoplasmas sind Ausscheidungen des Myxidiums. Letzteres vermehrt sich durch Knospung (in sporenfreiem Zustand) zur weitem Infection derselben Harnblase, und durch spindelförmige, zweikernige Sporen in geschlossenen Pansporoblasten zur Verbreitung der Species. Die Ernährung geschieht durch Einsenken des Vorderendes in Epithelzellen.

Nachdem ich im Obigen meine Befunde an *Myxidium lieberkühnii* sowie die Schlüsse, die ich daraus ziehen zu können glaube, dargelegt, wende ich mich jetzt der zweiten Familie zu: den Myxoboliden.

Die Familie *Myxobolidae* ist durch die monosymmetrische Gestalt der Sporen, die zwei Polkörper an dem einen spitzen Pol und die im Sporoplasma liegende, mit Iod färbbare Vacuole charakterisirt. P. THÉLOHAN theilt sie in zwei Untergruppen: in die *Myxobolidae* s. str., die keinen Schwanzanhang besitzen, und die geschwänzten; ich möchte mich auf den gemeinsamen Namen *Myxobolus* beschränken, da ich glaube, dass dem Schwanzanhang kaum generelle Bedeutung zugeschrieben werden kann (87 a, p. 207), er vielmehr nur ein Speciesmerkmal abgiebt.

Wenn wir es bei *Myxidium lieberkühnii* mit einem frei in der Höhlung eines Organs lebenden Thiere zu thun hatten, so sehen wir die Familie der *Myxobolidae* bis auf zwei Species, *M. medius* und *brevis*, die in den Harnröhren von *Gasterosteus aculeatus* und *Pygosteus pungitius* leben, auf das Innere der Gewebe selbst beschränkt.

Man findet sie aber in fast allen Geweben des Fischkörpers, Nervensystem und Hoden allein ausgenommen.

Die von mir untersuchten sechs *Myxobolus*-Species sind Parasiten des Hechtes und des Barsches; fünf von ihnen leben in den Kiemenblättchen (drei beim Hecht, zwei beim Barsch), der sechste im Ovarium des Hechtes. Von den sechs Arten sind zwei neu, eine (6) vielleicht mit einer von LIEBERKÜHN beschriebenen Art identisch; mit Gewissheit lässt sich dies wegen der ungenügenden Charakterisirung nicht feststellen. Da jene Species keinen Namen hat, habe ich die meine auf jeden Fall benannt. Eine weitere Species stelle ich neu auf, indem ich sie von einer andern ähnlichen trenne, mit der sie bisher irrthümlich vereinigt wurde. Die von mir untersuchten Species hiessen demnach:

Vom Hecht:

*Myxobolus psorospermicus* s. str.

*Myxobolus* (cf. *creplini* GURLEY) *oviperdus*.

*Myxobolus lobosus*,

*Myxobolus anurus*,

vom Barsch:

*Myxobolus textus*,

*Myxobolus minutus*.

In Folge ihrer Lebensweise im Innern der Gewebe ihres Wirthes werden die meisten Myxobolen von einer Cyste umgeben; ein charakteristisches Merkmal (z. B. zur Unterscheidung des *M. anurus* von den neben ihm vorkommenden, etwa ebenso grossen Glochidien auf der Hechtkieme) ist die milchweisse Farbe der frischen Cyste; die Cystenwand selbst ist farblos, und das Gebilde verdankt seine Färbung dem Durchschimmern des milchweissen, zähflüssigen Inhalts.

Ueber die Genese und die Structur der Cystenwand gehen die Anschauungen weit auseinander. BÜTSCHLI constatirt (92 c, p. 592), ihre plasmatische Natur: „sie ist keine structurlose, resistente Ausscheidungshaut, sondern ein deutlich plasmatisches Gebilde, bestehend aus einem hellen, schwachkörnigen Plasma, in welches zahlreiche, etwas unregelmässig gestaltete Zellkerne eingelagert sind“. Er lässt es dahingestellt sein, ob diese Cystenwand von dem Myxosporid oder vom Wirth gebildet werde. BALBIANI kann die von BÜTSCHLI beschriebenen Kerne nicht finden und will die Cystenbildung den Myxosporidien zugeschrieben wissen, welcher Meinung sich Anfangs auch THÉLOHAN zuneigte, der das Ectoplasma als cystenbildende Schicht bezeichnete; späterhin nimmt er an, dass eine eigentliche, vom Parasiten gebildete

Membran gar nicht vorhanden sei, sondern dass die als solche beschriebene Bildung ein verdichtetes Ectoplasma wäre, dessen membranähnlicher Charakter auf künstliche Weise durch die Reagentien erhöht werde: die Cystenwand sei nicht eine vom Ectoplasma gebildete Schicht, sondern das Ectoplasma selbst.

GURLEY endlich neigt der Ansicht zu, dass die Cyste aus zwei Schichten bestehe, dass sowohl das Myxosporid als auch der Wirth an dem Aufbau derselben theilhaftig sei; für die Theilhaftigkeit des Wirthes an der Cystenbildung spräche der Befund PERUGIA's an der Kieme von *Mugil capito*, wo in derselben Cyste drei Parasiten einzeln lebten, während auf eine Bethätigung des Parasiten das Verhalten des frei in der Gallenblase von *Bufo aqua* flottirenden *Cystodiscus immersus* hinweise, der eine dünne, selbstgebildete Membran besitze.

Ich möchte mich nach dem, was ich auf Schnitten fand, der letzten Ansicht GURLEY's anschliessen. Dass eine vom Wirthsgewebe gebildete Cystenwand bestehe, liesse sich schon a priori annehmen; der dauernd vom Parasiten auf das umgebende Gewebe ausgeübte Druck muss wohl hier, wie in den analogen Fällen, zu einer Einkapselung von Seiten des Wirthes führen. Aber auch der Parasit theilhaftig sich an der Encystirung, wenn auch der von ihm gelieferte Theil der Wand den von THIÉLOHAN angegebenen Charakter aufweist: es ist das Ectoplasma selbst.

Die äussere Lamelle, die vom Wirth her stammt, weist immer die von BÜTSCHLI beschriebenen Kerne auf; in Cysten mit einer dickern äussern Lamelle können diese Kerne sogar in mehreren unregelmässigen Reihen neben einander auf Querschnitten erscheinen (z. B. *M. textus*). Auf den oben angedeuteten Ursprung dieser Schicht weist erstens die Grösse der Kerne hin, die derjenigen der Kerne in den Nebengeweben gleich ist; zweitens ein Verhalten, wie es Taf. 18, Fig. 23 zeigt. Hier sehen wir die äussere Cystenlamelle von *M. psorospermicus* (von der Hechtkieme) sich spalten (eine feine Spalte kann manchmal eine Strecke weit verfolgt werden), indem die eine Hälfte den untern Theil der Cyste abschliesst, während die andere weiter abtritt, um ein Blutgefäss und Bindegewebe zu umfassen. An diese äussere Lamelle schliesst sich nach innen zu die vom *Myxobolus* gebildete an: sie ist ein verdichtetes Myxidienplasma, kernlos, mit deutlicher Plasmafärbung bei Behandlung mit Eosin. Die Dicke ist im Umfang der Cyste nicht constant, bleibt aber für jede Species innerhalb gewisser Grenzen.

Die Frage, ob die encystirten Myxobolen ein Ectoplasma s. str. besitzen, möchte ich verneinen, wenn man von der innern Cystenwand

absieht. Der Letzteren schliesst sich nach innen zu eine schmale Zone feingranulirten Plasmas mit Myxobolenkernen an (siehe auch 81, p. 631), die ich aber als Ueberrest des zu Sporen umgewandelten Plasmas ansehen möchte, zumal die Sporoblastenbildung meist von der Peripherie ausgeht. Gegen die ectoplasmatische Natur dieser Lage spricht (von den, wenn auch nicht constant vorkommenden Kernen abgesehen) Folgendes: erstens liegt hier keine Veranlassung zur Ausbildung eines Ectoplasmas vor, wie dies bei *Myxidium lieberkühni* z. B. (siehe oben) der Fall ist; zweitens aber findet man dieses helle Plasma, ebenso fein granulirt, auch inmitten der Cyste (Taf. 18, Fig. 24), resp. des inficirten Eies manchmal vor, wo sein Charakter als Ueberrest deutlich zu Tage tritt.

Was den allgemeinen Habitus der Myxobolencyste anbelangt, so sieht man ausser dem genannten schmalen hellen Saum den innern Hohlraum mehr oder weniger dicht mit Sporen erfüllt, zwischen denen das Plasma nur noch ein körniges Netz bildet; gegen die Peripherie hin gehen die Sporen meist in Sporoblasten über, die dann allein den äussern Rand bilden — doch finden sich auch Cysten mit durcheinander gemengtem Inhalt. Die Cysten sind stets viel dichter gefüllt als die inficirten Eier.

Die Kenntniss der Sporenentwicklung ist zuerst von BÜTSCHLI angebahnt worden; nach ihm hat THÉLOHAN das Meiste beige-steuert. Nach BÜTSCHLI wäre der Vorgang der folgende: eine Quantität Plasma constituirt sich zu einer meist 6, aber auch nicht selten mehr Kerne enthaltenden hellen Kugel, an welcher BÜTSCHLI eine dünne Hüllmembran sah. Von anderer Seite wurde die letzte Angabe bestritten — ich sah aber diese Membran deutlich doppelt contourirt und schliesse mich hierin ganz BÜTSCHLI's Meinung an; die Myxobolensporen treten, nach Oeffnung der Cyste, zu zweien von ihrer Membran umgeben, hervor. Eine etwas abweichende Darstellung möchte ich aber in Bezug auf die Zahl der Kerne vertreten; wenn ich auch meine Beobachtungen an Myxobolen machte, BÜTSCHLI die seinen an Myxidien, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich die principielle Gleichartigkeit der Sporulation bei den Phaenocyten annehme — zumal BÜTSCHLI selbst zu dem von mir Gesehenen hinüberleitet. Er geht davon aus, dass die Doppelspore in 6kernigen Pansporoblasten entstehe, die in zwei Sporoblasten mit je drei Kernen zerfallen. Er bemerkt aber selbst (81, p. 645): „die Zahl dieser Kerne betrug häufig sechs, jedoch, wie ich mich zu erinnern glaube, nicht selten noch mehr“ — und in den beigefügten Zeichnungen finde ich (91, tab. 31, fig. 35 u. 36) neben einem sechs-

kernigen Pansporoblasten einen solchen mit 7 Kernen abgebildet; an der Sporoblastenbildung hätten sich aber stets nur 6 Kerne beteiligt.

Das Letztere kann ich auch für die Myxobolen bestätigen. Wenn ich eine von Obigem etwas abweichende Ansicht aussprechen möchte, so wäre es die, dass, nach meinen Befunden, die Zahl der normaler Weise im Pansporoblasten vor Bildung der Sporoblasten vereinigten Kerne nicht sechs, sondern acht sei.

Auf zahlreichen Schnitten durch Myxobolenkapseln sowohl als auch durch inficirte Hechteier fand ich in den äussern, von Pansporoblasten, wie oben erwähnt, eingenommenen Theilen in der Mehrheit der Kugeln 8 deutliche, mit Hämatoxylin sich intensiv färbende Kerne. Nur ein einziges Exemplar enthält deren 6, die übrige Minderheit 7, 4, 1 — manchmal, wenn auch nur selten, 12 Kerne. Da die Kerne der Pansporoblasten wohl aus einem einzigen durch Theilung successiv entstehen, was durch den weiter unten besprochenen Befund THÉLOHAN'S (in den Sporen) sehr wahrscheinlich gemacht wird, so ist das Vorkommen von 1, 4, 7, sowie auch von 6, wie BÜTSCHLI sie sah, als Uebergangsstadium erklärlich (Taf. 17, Fig. 16).

Da die Pansporoblasten je 8 Kerne enthalten, so lag der Schluss nahe, dass, zumal das Sporoplasma zweikernig ist, die Sporoblasten je 4 Kerne erhalten. Hiergegen spricht aber einerseits der zweifellose Befund BÜTSCHLI'S, zweitens THÉLOHAN'S Beweis, dass die Zweikernigkeit des Sporoplasmas secundären Ursprungs sei. Was geschieht dann also mit den beiden übrigen Kernen des Pansporoblasten?

Taf. 18, Fig. 24 zeigt einen Querschnitt durch einen *Myxobolus psorospermicus* von der Hechtkieme. Die Sporulation hat sich hier nur unregelmässig vollzogen, so dass inmitten der Cyste, wie oben erwähnt, eine Partie hellen, feingranulirten Plasmas erhalten blieb, dem nur einzelne Sporen einlagern. Wenn wir nun den dünnen Schnitt (7  $\mu$ ) aufmerksam betrachten, so sehen wir, dass an der Seite vieler Sporenpaare und leerer Sporoblasten je 2 Kerne liegen, der Pansporoblastenwand dicht genähert. Wenn nicht bei allen Sporen und Höhlungen die Kerne zu sehen sind, so ist das darauf zurückzuführen, dass der Schnitt mitten hindurch ging. Das Bild wiederholte sich gleich deutlich auf allen Schnitten mit solchem Restplasma. Aber auch wenn man normale Schnitte darauf hin untersucht, bei denen die Sporen so dicht liegen, dass das Plasma zu einer detritusähnlichen Zwischenmasse herabsinkt, sieht man ebenfalls die paarweise Lagerung der zwischen den Sporen liegenden Kerne: es ist die Zusammengehörigkeit je zweier, dicht an einander gelagerter Kerne deutlich sicht-

bar. Besser noch als bei den Kiemenmyxobolen lässt sich dies bei denen aus dem Ovarium nachweisen, wo, wie gesagt, die Sporenlagerung durchweg weniger dicht ist.

In der Literatur über Myxobolen finde ich leider keine genaue Abbildung von Schnitten, an denen ich dieses Verhalten suchen könnte; nur in einem Fall glaube ich doch in einer Zeichnung THÉLOHAN'S eine Bestätigung meines Befundes, dessen normales Vorkommen THÉLOHAN nur übersah, gefunden zu haben (90a, tab. 1, fig. 1). Die betreffende Zeichnung stellt einen Schnitt durch eine Harnröhre von *Pygosteus pungitius* dar, in der sich Sporen von *Myxobolus medius* und *Chloromyxum elegans* befinden. In dem Zwischenplasma sieht man sowohl neben den Sporen als auch neben den Pansporoblasthöhlungen Kerne liegen, deutlich zu zweien gruppiert. Die Zeichnung scheint mir durchaus nicht schematisch zu sein — bei einer solchen wäre auch eine derartige Vertheilung der Kerne am allerwenigsten zu erwarten. (Die Abbildung ist bei GURLEY 87 a, tab. 31, fig. 2 reproducirt.)

Aus dem bisher Dargestellten: Achtkernigkeit der Pansporoblasten bei je 3 Kernen in jedem Sporoblasten; regelmässiges Lagern zweier Kerne an der Seite des ausgebildeten Sporenpaares — möchte ich nun den folgenden Schluss über den Entwicklungsgang ziehen: bei der Bildung der Sporoblasten werden 2 von den 8 Kernen des Pansporoblasten ausgestossen. Welche Bedeutung dieser Process haben könnte, ist heute noch nicht zu bestimmen. Dass er aber ein normaler ist, glaube ich aufrecht erhalten zu können.

Auf die weitere Entwicklung der Sporen gehe ich ganz kurz ein: Die Polkörper legen sich, wie echte Nesselkapseln, mit ausgestrecktem Faden in Vacuolen der beiden Protocysten an; der Faden wird erst später aufgerollt. Die Kerne der Protocysten (wie GURLEY die die Polkörper bildenden Plasmatheile der Spore zu nennen vorschlägt) werden später frei und liegen meist in der Sporenhöhlung. Ueber die Entstehung der Sporenschale ist nichts bekannt.

Das Sporoplasma nimmt den hintern Theil der Myxobolenspore ein; die Polkörper werden niemals von ihm umgeben, vielmehr ist die vordere Grenze immer nachzuweisen; was hiermit verwechselt wurde, war der Rest der Protocysten, der sich oft recht lange erhält (Taf. 18, Fig. 32). Die Form des Sporoplasmas ist bei den Myxobolen meist derartig, dass in der frischen Spore die hintere Begrenzung halbrund sich dem Abschluss der Sporenhöhlung anpasst, während das vordere Ende in mehrere Hörner ausläuft, die ich mit GURLEY als 2 mediane,

2 supero-laterale und 2 infero-laterale unterscheiden möchte. Da nun die untern Hörner, zumal das infero-mediane die obern an Länge bedeutend übertreffen, die Polkapseln dementsprechend nach der dorsalen Seite gedrängt werden, so wird die dorso-ventrale Symmetrie der Spore gestört. Nicht immer ist aber diese Form des Sporoplasmas vorhanden: erstens giebt es Species, bei denen es constant anders gestaltet ist, so z. B. *Myxidium l.* (siehe oben) und *Myxobolus minutus*, bei dem die Cornua kaum ausgeprägt sind; zweitens kann das Plasma jeder Spore sich contrahiren, kuglig werden, wobei es stärker glänzt, was auf die festere Consistenz des Plasmas schliessen lässt. Nach etwa 6stündigem Liegen in Wasser sah ich in einer breiten, noch unreifen Spore von *Myxobolus cf. creplini* aus dem Ovarium des Hechtes das Sporoplasma lebhaft amöboide Bewegungen ausführen, indem ich innerhalb 12 Minuten die in Taf. 18, Fig. 32 gezeichneten 8 Formen beobachtete. Hierbei war die Vacuole bald deutlicher, bald undeutlicher sichtbar.

Der normale Inhalt des Sporoplasmas sind: eine Vacuole und zwei Kerne.

Die Vacuole wurde zuerst von BÜTSCHLI bemerkt (81, p. 636), der sie jedoch für einen einfachen Kern hielt; er schreibt, dass dieser schon an frischem Material häufig als heller, runder Fleck hervortrete, durch Behandlung mit Essigsäure und Iodtinctur deutlicher werde. Die Kernfärbemittel habe er als unzureichend befunden, da sie die Sporenhülle nicht durchdringen könnten.

THÉLOHAN beweist nun (89, p. 919), dass diese Angabe auf einem Irrthum beruht. Bei dem jetzigen Stand der Technik liesse sich die Spore vollkommen durchfärben — und doch nehme die als Kern bezeichnete Bildung keine Tinction an (ich möchte hierbei bemerken, dass man die Vacuole sogar am deutlichsten auf dem Wege darstellt, dass man die Spore intensiv, z. B. mit Eosin-Hämatoxylin, färbt; dann tritt die Vacuole als weisser, scharf umschriebener Kreis im dunklen Plasma hervor). Hingegen werde, nach THÉLOHAN, die Vacuole durch Iodfärbung (braunroth) deutlich von der Kernsubstanz unterschieden, die sich im Sporoplasma in Form zweier kleiner Kerne tingirt. Auf den Inhalt der Bildung eingehend, weist THÉLOHAN darauf hin, dass die Reactionen desselben auf Glycogen hindeuten. Die Iodfärbung sei eine solche, „qui rappelle absolument la teinte que prend la matière glycogène par l'action de ce réactif“. Ebenso wie Glycogen sei er in Alkohol unlöslich, dann noch mit Iod färbbar, löslich in

Alkalien, Säuren veränderten ihn in dem Maasse, dass keine Iodfärbung mehr eintrete.

Die Lagerung der Vacuole ist in der normal entwickelten Spore stets central; bei der oben erwähnten amöboiden Bewegung des Sporoplasmas konnte sie aber auch näher an den Rand treten. Bei *Myxobolus minutus* von der Barschkieme kann die eine Vacuole durch zwei kleinere ersetzt werden, die neben einander im Sporoplasma liegen und zusammen kaum das Volumen der einen normalen Vacuole übertreffen mögen. Neben der (weiter unten beschriebenen) Zweitheilung des Kernes ist die Vacuolentheilung nicht ohne Interesse.

Wenn auch dieser Körper noch nicht mit Bestimmtheit als Vacuole charakterisirt ist, so ist doch seine Kernnatur nach den Befunden THÉLOHAN'S nicht mehr, wie PFEIFFER noch 91, p. 17 thut, anzunehmen.

Ueber die Bedeutung der Vacuole stellt THÉLOHAN die folgende Hypothese auf, die er selbst als nur auf den äussern Schein begründet bezeichnet. „Y aurait-il quelque rapprochement à faire entre la vésicule centrale et le noyau de reliquat des autres Sporozoaires? Un fait certain, c'est que l'aspect de la masse plasmique de ces spores des Myxosporidies avec cette vésicule réfractaire à la coloration et ces noyaux disséminés dans le protoplasma rappelle d'une manière frappante certaines phases du développement des spores des Grégaires.“ Ich vermag mich dieser Anschauung, die die Vacuole mit dem Restkörper gleich stellen will, nicht anschliessen; ich möchte das Homologon des Restkörpers anderswo suchen — und zwar ausserhalb der Spore. Es wäre auch zu erwähnen, dass das Sporoplasma mit seiner Vacuolenbildung nicht allein steht, indem auch die Protocysten Vacuolen entwickeln, in welchen nachträglich die Polkörper durch Einstülpung entstehen.

Der „noyau de reliquat“ muss ausserhalb der Spore liegen, da ich letztere der Pseudonavicelle, nicht dem Sporoblasten einer Gregarine gleichstellen würde; wir hätten dann die Parallele: Sporoblast der Gregarine — Pansporoblast des Myxosporids, Pseudonavicelle — Spore, zumal wir bei den Sarcosporidien die Uebergangsformen zwischen den beiden letzten finden. PFEIFFER (91, p. 119) findet in den intracellulären Schläuchen der Warmblüter zweierlei Keime: 1) normale Sichelkeime mit Keimfleck, bei denen er, nach Wasserzusatz, eine deutliche Membran constatirt; 2) Sichel mit deformirtem Inhalt, an deren einem Ende sich ein gestreifter Körper befindet, der an die Polkapsel der Myxosporidien erinnere; auch der übrige Inhalt war differenzirt.

Bei diesem Versuch einer Parallele zwischen Gregarinen und Myxosporidien findet sich auch der Restkörper leichter wieder. Da ich hier die ganze Cyste, was auch am nächsten liegt, der Gregarinen-cyste, resp. dem Gregarinenkörper gleichstelle, so bildet die körnige plasmatische Grundsubstanz, die unverbraucht zwischen den Sporen liegt, den nicht concentrirten Nucleus de reliquat. Aber auch in den Pansporoblasten, die den sichelbildenden Sporoblasten der Gregarinen homolog wären, fand ich mehrmals etwas, was den Eindruck eines Restkörpers machte — so in Taf. 17, Fig. 12 der Körnerhaufe in dem entleerten Pansporoblasten des Myxidiums — eine Erscheinung, die öfter zu beobachten ist. Auch in frischen Pansporoblasten von *Myxobolus* ist, wenn auch entfernt nicht immer, ein körniger Rest zu sehen; in welchem Zusammenhang hiermit eventuell die ausgestossenen Kerne des Pansporoblasten stehen, muss unentschieden bleiben.

Einen Uebergang zwischen den Gregarinen und den Myxosporidien sehen wir in der *Glugea anomala*, da sie noch eine grössere Anzahl von Keimen im Pansporoblasten, gleich den erstern, erzeugt, durch die im Plasma gelegene, wenn auch durch Iod nicht färbbare Vacuole aber sich den zweiten nähert.

Die normalen Sporen der Myxosporidien enthalten zwei Kerne. Die beiden Kerne färben sich intensiv mit den speciellen Kernfarbstoffen, so dass ein Zweifel wohl nicht zulässig ist. Sie liegen meist dicht bei einander, vor oder hinter der Vacuole, niemals neben ihr. THÉLOHAN (89, p. 920) beschreibt die Entstehung der beiden Kerne auf die Weise, dass in gewissen Sporen, „et en particulier dans celles qui, non complètement développées, sont encore renfermées dans les sporoblastes“, sich nur ein Kern vorfinde; diesen sähe man in andern Sporen eine längliche Form annehmen, sich einschnüren und so alle Uebergangsstadien bis zur Trennung in zwei selbständige Kerne zeigen.

Hiermit wäre die secundäre Entstehung des zweiten Kernes im Sporoplasma von THÉLOHAN erwiesen, was mit dem von der Sporoblastenbildung her Bekannten übereinstimmt.

Weiterhin sollen sich diese zwei Kerne (fide THÉLOHAN) noch weiter theilen können und endlich bis zu vier Kernen bilden, „nombre qui n'est jamais dépassé“. Da hierbei nicht angegeben wird, ob die Theilung unmittelbar, wie im ersten Fall, verfolgt wurde, so möchte ich bis auf Weiteres diese Vielkernigkeit mir auf anderm Wege, als nicht normale Erscheinung erklären, indem ich die beiden übrigen Kerne (oder auch nur den einen) für die ins Sporoplasma getretenen Protocystenkerne halte. Ein enges Anliegen derselben kann man viel-

fach sehen, oft sogar in einer kleinen Einbuchtung des Sporoplasmas. Dafür spricht auch, dass eben die Vierzahl die höchste Zahl der Kerne im Sporoplasma ist — zwei normale Kerne und zwei Protocystenkerne. Ausser diesen beiden Arten von Kernen färben sich in manchen Sporen noch andere Körnchen intensiv mit Kernfarbstoffen; sie liegen zum Theil (und zwar die kleinern) am Vorderrand des Sporoplasmas, bis in die Hörner hineintretend, zum Theil frei in der Höhlung der Spore, wo sie oft, zahlreicher auftretend, eine rosenkranzartige Reihe von bis 6 und 8 Körnern bilden. Ob man hierin vielleicht die überschüssigen, über die Achtzahl hinausgehenden Kerne mancher Pansporoblasten zu sehen hat?

Bei Anlage der Doppelsporen in den Pansporoblasten entstehen die Polkörper aus den Protocysten. Sie haben bei den Myxobolen Anfangs vielfach keine bestimmte Orientirung, bald nehmen sie aber eine der drei Hauptlagerungen an, die Taf. 18, Fig. 31 a, b, c dargestellt sind. Bei der weitem Entwicklung resultiren nur zwei Arten der Sporenlagerung im Pansporoblasten: entweder liegen dieselben einander in entgegengesetzter Richtung an, so dass die Schwanzanhänge beiderseits hervorragen, oder sie liegen mit gleicher Orientirung neben einander, nur durch die Spitzen der Schwanzanhänge verbunden (Taf. 18, Fig. 31 d, e). Solange die Sporen noch nicht von einander gesondert sind, sieht man bei gegenständiger Lagerung der Polkapseln ein *Chloromyxum*-ähnliches Bild, bei gleichnamiger Lagerung eine Spore mit gleichsam 4 Polkörpern; liegen die beiden Sporen mit der Breitseite nicht in der gleichen Ebene, so zeigt die eine beide Polkörper, die andere nur den einen — es entsteht die von PFEIFFER (91, fig. 56) abgebildete Spore mit 3 Polkörpern. Diese Erklärung, welche in den meisten Fällen die Angaben über unnormale Polkörperzahl erledigt, hat für den von BALBIANI bei *Myxobolus ellipsoides* beschriebenen Fall keine Geltung.

Der Polfaden wird bei den verschiedenen Species mit verschiedener Leichtigkeit hervorgeschnellt — bei den von mir untersuchten Arten am schwersten von *Myxidium lieberkühnii*. Durch künstliche Mittel: Druck auf das Deckglas, Erwärmung, verschiedene Reagentien (Jod hatte nicht immer die erwartete Wirkung), wird der Polfaden meist nicht vollkommen ausgestossen, sondern bleibt mehr oder weniger spiralig gewunden. Das Ausschnellen bis zu voller Länge beobachtete ich nach längerem Liegen der Spore in Wasser — ein Beweis dafür, dass dieses die normalen Verhältnisse sind.

Bei den Myxobolen beobachtete ich beim Ausschnellen der Pol-

fäden noch eine Erscheinung, die noch unaufgeklärt bleibt (Taf. 18, Fig. 31 f). Es traten nämlich neben den Polfäden noch 2 (meist nur 1) andere Fäden hervor, starrer als jene und von bedeutenderm Durchmesser (beim Erwärmen der Sporen). Alle 4 Fäden traten selten hervor, die häufigste Combination waren beide Polfäden und der eine starre Faden. Die Herkunft der Fäden kann ich nicht angeben, es wäre aber möglich, dass es vom Ringwulst losgelöste Filamente sind, zumal sie stets in der Ebene des Ringwulstes geneigt waren.

Die beiden Polkörper sind nicht regelmässig birnförmig, sondern an den innern, einander zugewandten Flächen concav; man sieht sie manchmal noch in vollkommen entwickeltem Zustand zum Theil von dem Plasma der Protocysten umgeben; von diesem rührt wohl auch die zwischen den Polkörpern beobachtete Scheidewand her.

Die reife Spore zeigt eine deutlich doppelt contourirte Hülle, die vollkommen durchsichtig und sehr resistent ist (siehe darüber GURLEY 87 a, p. 87); von den untersuchten Arten zeigte nur der *Myxobolus* aus dem Ovarium eine deutliche Oeffnung am spitzen Sporende. Nach hinten zu nimmt die Sporenhülle etwas an Dicke zu und schliesst die Höhlung rund ab. Die beiden, oft ungleich langen Hälften des Schwanzanhangs der als *Henneguya* von THÉLOHAN näher bezeichneten Species sind directe Fortsätze je einer Schalenhälfte und spitzen sich allmählich zu, ohne bemerkbare Grenze gegen die Schale hin. Bei längerem Liegen in Wasser verändert sich die Sporenhülle ein wenig, indem sich die Höhlung durch einen sich rückwärts zuspitzenden, zwischen die Sporenhälften dringenden Spalt am Hinterende erweitert, was einen scharfen Absatz des Schwanzanhangs bedingt. Wenn auch Letzterer im Allgemeinen bei jeder Species in einem gewissen Verhältniss zur gesammten Sporenlänge steht, so kann man doch auch in derselben Cyste verschiedene, länger und kürzer geschwänzte Formen finden. Das gleichzeitige Vorkommen geschwänzter und ungeschwänzter Sporen in derselben Cyste möchte ich in Abrede stellen; der Schwanzanhang, der sich an den Randwulst angelegt bildet, hebt sich in wenig entwickelten Sporen noch nicht ab, wodurch gleichsam eine ungeschwänzte Spore entsteht; doch unterscheiden sich diese Sporen von den reifen, normalen durch die nicht voll entwickelte Schale, die noch keine deutliche Contour zeigt.

An diese allgemeinen, die Familie der Myxobolen betreffenden Bemerkungen möchte ich zum Schluss eine Beschreibung der sechs Species, die ich untersuchte, anschliessen. Ich beginne mit den Myxobolen, die bisher zusammengefasst wurden unter dem Namen

*Myxobolus psorospermicus*.

Unter diesem Namen wurden bisher Myxobolen von der Kieme des Hechtes und des Barsches vereinigt, die ich, nach meinen Befunden, in mehrere Species trennen möchte. GURLEY schreibt (87 a, p. 256): „in view of THÉLOHAN'S positive statement as to the identity of the forms habitant on the branchiae of *L. lucius* and *P. fluviatilis*, I believe we are justified in referring all the forms figured to one species, although fig. 4, tab. 34 differs somewhat from the rest“. Hier ist, wie gesagt, THÉLOHAN'S Angabe und die Identificirung sicher irrthümlich. Der Irrthum beruht zum Theil auf ungenauen Messungen der Sporen, zum andern Theil auf der ausschliesslichen Berücksichtigung der Sporen, ohne Beachtung der Structur der Cyste. Ich theile die Sammelspecies *M. psorospermicus* in folgende drei Species:

- 1) ein *Myxobolus* von der Hechtkieme, für den ich den Namen *M. psorospermicus* beibehalten möchte,
- 2) ein *Myxobolus* von der Barschkieme, den ich wegen der Cystenstructur *M. textus* nenne,
- 3) ein anderer von der Barschkieme, der wegen der geringen Dimensionen der Cyste und der Sporen gesondert betrachtet werden muss — *M. minutus*.

*Myxobolus psorospermicus* s. str. (Taf. 18, Fig. 22—24).

Wohnort: Kiemenblättchen von *Esox lucius*, meist am obern Ende desselben unter dem Epithel sitzend.

Die rein weisse Cyste ist schwach elliptisch, indem die beiden Durchmesser im Mittel betragen:

Länge 1,25 mm, Breite 1,00 mm.

Wenn man die Dicke des umlagernden Epithels abzieht, so erhält man die absolute Grösse der Cyste:

Länge 1,15 mm, Breite 0,85 mm.

Die Cyste liegt unter dem Epithel, ohne den Knorpelstab zu erreichen. Die Blutgefässe wölben sich um sie herum; der Parasit quillt zwischen denselben, wie bei *M. mülleri*, niemals hervor. Die Cyste besteht aus einer äussern, vom Wirth gebildeten Schicht mit kleinern, länglichen Kernen, die nicht dicht stehen; hierauf folgt eine nicht breite Lage des membranartigen Myxobolenplasmas. Die Cyste öffnet sich im Wasser schon nach ca.  $\frac{1}{2}$  Stunde.

Die Sporen liegen ungemein dicht in der körnigen Grundsubstanz, nach der Mitte zu sich häufend; am Rand stets zahllose Pansporo-

blasten. Die Sporen sind schlank, vorn abgestumpft und zeigen an ihrem Sporoplasma meist alle 6 Hörner entwickelt; nach Aufbewahrung in Wasser wird das Plasma bald kuglig zusammengeballt und stark glänzend.

Die Sporenmaasse sind:

Gesamtlänge der Spore	(29—38 $\mu$ )	36 $\mu$
Länge von der Spitze bis zum hintern Ende der Sporen- höhle	(15—20 $\mu$ )	18 $\mu$
Breite		9—10 $\mu$
Länge der Polkörper	(8—11 $\mu$ )	9 $\mu$
Breite „ „		2 $\mu$
Länge des Polfadens		33—50 $\mu$
„ „ starren Fadens		(14 $\mu$ )
Länge des Schwanzanhangs		14—18 $\mu$ .

*Myxobolus textus* (Taf. 18, Fig. 26, 27).

Wohnort: Kiemenblättchen von *Perca fluviatilis*, bei einem im Pregel gefangenen Exemplar.

Wenn man die Sporen allein untersucht, muss man die völlige Identität mit *M. psorospermicus* s. str. zugeben; die Dimensionen sind ganz dieselben.

Das diese Species Charakterisirende ist die Cyste. Diese misst in der

Länge 0,750 mm, in der Breite 0,375 mm,  
ist also bedeutend elliptischer als die des *M. psorospermicus* s. str.

Die Cystenwand besteht aus einer verhältnissmässig dicken, vom Wirthsgewebe stammenden äussern Lamelle; die Dicke wechselt im Umfang der Cyste — die Kerne liegen stellenweise in einer Reihe, bei grösserer Dicke des Blattes auch in zwei und drei Reihen; die Kerne sind bedeutend grösser als die der vorhergehenden Species. Hieran legt sich die bedeutend und eigenartig differenzirte Innenschicht an. Bei schwächerer Vergrösserung scheint sich um die ganze Peripherie der Querschnitte eine recht breite, sich intensiv plasmatisch färbende Schicht herumzuziehen, die sich auf dünnen Schnitten bei stärkerer Vergrösserung in ein enges, dicht verfilztes Netzwerk dünner Plasmafäden auflöst. Nach dem Innern der Cystenhöhle zu ist dieses Netzwerk durch eine plasmatische Platte abgeschlossen, die im Schnitt als schmale Grenzlinie erscheint. Aus diesem Netzwerk erheben sich

nun, unregelmässig in der Cyste vertheilt, eine Anzahl Gruppen wurzelartiger Fäden, die, in verschiedener Höhe sich zu Bündeln vereinigend, wobei die Grenzlamelle die Wurzel conisch umfasst, in gemeinsamen Plasmasträngen von wechselnder, ob recht bedeutender Breite den ganzen Cystenraum durchqueren, um auf der andern Seite, ebenfalls pinselartig ausstrahlend, mit dem Netzwerk der innern Lamelle sich zu vereinigen. Die Befestigungsweise der Querstränge liesse sich wohl am besten durch einen Vergleich mit den dorsoventralen Parenchymmuskeln der Trematoden erklären; zwischen den einzelnen Stämmen kommen oft Queranastomosen vor. Die Richtung der Stränge ist der kürzern Axe der Ellipse parallel.

*Myxobolus minutus* (Taf. 18, Fig. 29, 30).

Wohnsitz: Kiemenblättchen von *Perca fluviatilis*, aus dem Frischen Hafl.

Die Cyste zeigt geringe Unterschiede von derjenigen des *M. psorospermicus* s. str.; die äussere Lamelle hat grössere, runde Kerne, der innere plasmatische Saum ist recht dünn. Die Dimensionen der Cyste sind aber ungemein viel kleiner, so dass bei der verhältnissmässig bedeutenden Grösse der Sporen diese auf einem Schnitt leicht zu zählen sind. Die Maasse der ovalen Cyste sind:

Länge 0,130 mm, Breite 0,115 mm.

Das eine Mal, wo ich diese Species fand, war die Infection eine ungeheure; während von *M. psorospermicus* s. str. höchst selten zwei Cysten demselben Kiemenblättchen aufsitzen, zeigten hier viele Blättchen zu je 5 oder 6 Cysten; die Gesammtheit der Cysten auf einem Kiemenbogen betrug über 200 Stück.

Die Sporen (GURLEY, 87 a, tab. 34, fig. 4) zeichnen sich vor den übrigen Arten durch die verhältnissmässig geringe Länge des Schwanzanhangs und die grössere Breite im Verhältniss zur Gesamtlänge aus; auch die Polkörper sind ungemein lang. Die Sporenmaasse sind:

Gesamtlänge der Spore (28—45  $\mu$ ) ca. 36  $\mu$

Länge von der Spitze bis

Ende des Sporenhohl-

raums

(20—28  $\mu$ ) ca. 26  $\mu$

Breite der Spore

10—11  $\mu$

Höhe der Spore

8  $\mu$

Länge der Polkörper

11—14  $\mu$

Breite derselben

2—3  $\mu$

Länge der Polfäden

42—45  $\mu$

Länge des Schwanzanhangs

(8—17  $\mu$ ) 12  $\mu$ .

Diese Form ist eigenthümlich durch das allein hier beobachtete Vorkommen einer doppelten Vacuole und durch die geringe Ausbildung der Hörner des Sporoplasmas.

*Myxobolus oviperdus* (cf. *creplini* G.)

(Taf. 18, Fig. 28, 31, 32).

Wohnsitz: in den Eiern von *Esox lucius*.

Diese Species wurde zuerst von WELTNER in Berlin gefunden und beschrieben (92e, p. 28—36), ausserdem ein anderes Mal in Upsala bei einem im Bottnischen Meerbusen gefangenen Hecht (nach brieflicher Mittheilung des Herrn Dr. LÖNNBERG).

Meine Befunde zeigen ein eigenartiges Verhalten: in der Zeit von Anfang Februar bis Ende September 1894 fand ich von 9 weiblichen Hechten 7 mit dem Parasiten inficirt; im November kamen noch zwei inficirte Weibchen vor, dann aber von November 1894 bis Ende Mai 1895 bei 16 untersuchten Weibchen nur ein einziges Mal der Parasit im Ovarium (März 1895, sehr wenig). Da alle Fische aus derselben Gegend im Frischen Haff stammten, muss hier im Frühjahr und Sommer 1894 eine zeitweilige Epidemie geherrscht haben.

Bei dieser Species kann man von einer eigentlichen Cyste nicht sprechen: das Myxosporid liegt nackt in der Eihülle, deren Inhalt vollkommen schwindet. Der Eihülle liegt eine mässig breite Schicht des die Innenlamelle bei andern Myxobolen bildenden Plasmas an; hierauf folgt eine mit kleinen Myxobolenkernen gefüllte Plasmazone, die in eine Lage von Sporoblasten, untermischt mit Sporen, übergeht; die Hauptmasse der Sporen liegt, wie überall, im Centrum, die Eihülle aber nie so dicht füllend wie die Cysten. Man möchte fast annehmen, dass der Parasit ein gewisses Grössenmaximum, das die volle Eigrösse nicht erreicht, niemals überschreitet.

Das Fehlen einer eigentlichen Cyste kann nicht für ein Merkmal von genügender Bedeutung gelten, um die Art als selbständige Species zu charakterisiren; die vom Parasiten überall gebildete innere Cystenmembran aus verdichtetem Plasma ist auch hier vorhanden, und wenn eine kernhaltige Aussenschicht fehlt, so erklärt sich das daraus, dass die geschlossene Eihülle die Bildung einer solchen zwecklos machte.

Die Sporen sind in ihren Grössenmaassen sowohl als auch in der Form von denen des *M. psorospermicus* s. str. nicht zu unterscheiden; den von WELTNER angegebenen Unterschied — den dünnern Schwanzanhang — konnte ich nicht constatiren. Auf Grund der folgenden

Zusammenstellung der Sporenmaasse möchte ich die Identität der Sporen beider Arten annehmen:

	<i>Myx. cf. creplini</i>	<i>Myx. psorospermicus</i>
Gesamtlänge der Spore	(28—42 $\mu$ ) 40 $\mu$	(29—38 $\mu$ ) 36 $\mu$
Länge von der Spitze bis zum Ende der Sporenhöhle	(15—22 $\mu$ ) 18 $\mu$	(15—20 $\mu$ ) 18 $\mu$
Breite der Spore	9—10 $\mu$	(9—11 $\mu$ ) 10 $\mu$
Länge der Polkörper	(9—11 $\mu$ ) 9 $\mu$	(8—11 $\mu$ ) 9 $\mu$
Breite derselben	(2,2—3 $\mu$ ) 2,5 $\mu$	2 $\mu$
Länge der Polfäden	33—44 $\mu$	33—50 $\mu$
Länge der starren Fäden	9—13 $\mu$	14 $\mu$
Länge des Schwanzanhangs	ca. 19 $\mu$	ca. 18 $\mu$

Die Sporen können also keinen Anhaltspunkt zur Trennung der beiden Species liefern, ebensowenig wie das oben erwähnte scheinbare Fehlen der Cyste, das den *Myxobolus* aus dem Ovarium höchstens als Varietät charakterisiren könnte. GURLEY will den Ovarialparasiten dennoch von dem *M. psorospermicus* trennen und eher mit dem *M. creplini* von der Kieme der *Acerina cernua* vereinigen, wie der von ihm gegebene Name zeigt. Er schreibt hierüber (87 a, p. 247): „This species also bears a great similarity to LIEBERKÜHN's figures (in BÜTSCHLI) of *M. psorospermicus*, but here too, specific differences exist. On the contrary, he believes the present form to be identical with *M. creplini*, as the shape and size of the two agree well; it is, however, to be noted that the thickness is seldom as great as that of the last-named species.“ Dass ich keine Unterschiede zwischen den Sporen der beiden Hechtparasiten finden kann, äusserte ich schon oben; hingegen weicht der *Myxobolus* aus dem Ovarium von dem *M. creplini* ab — letzterer ist 17,3  $\mu$  lang und 5,8  $\mu$  breit. Ich würde daher den Ovarialparasiten lieber mit dem Kiemenschmarotzer des Hechtes vereinigen und den erstern etwa unter dem Namen, den LÖNNBERG in Upsala vorschlug — als *M. oviperdus*, als Varietät des *M. psorospermicus* s. str. bezeichnen.

Ausser den normalen Sporen kommen hier noch solche mit ganz kurzen Stummelschwänzen oder mit breit abgerundetem Hinterende vor. Ich möchte diese für Missbildungen halten, zumal da sie in sehr geringer Zahl vorkommen. Für Entwicklungsstadien der geschwänzten normalen Sporen darf man sie nicht ansehen, da jene den Schwanzanhang in voller Länge, dem Randwulst angeschmiegt, anlegen.

*Myxobolus lobosus* (Taf. 18, Fig. 17—21).

Bei zwei Hechten fand ich, den spitzen Enden der Kiemenblättchen aufsitzend, ein Myxosporid von bedeutenden Dimensionen, das zu den allergrössten Species zählt und bisher nicht beschrieben worden ist. Unter dem Epithel sitzend, umfasste es das Kiemenblatt stellenweise von drei Seiten, indem es, langgestreckt, mit bruchsackähnlichen Vorwölbungen seitlich umgriff. Die Länge der Cysten betrug bis über 2,5 mm: der Form derselben nach benannte ich die Species *M. lobosus*.

Die Cyste zeigt ein recht stark entwickeltes äusseres Blatt mit grossen, runden Kernen, die meist in einer Reihe angeordnet waren; nach dem Innern des Kiemenblättchens zu war diese Schicht oft dicker. Es folgt eine ungemein starke Schicht des die innere Lamelle bildenden Myxidienplasmas, die auch in mit Sporen überfüllten, also reifen Exemplaren nicht abnahm. Längs des langgestreckten Parasiten sah man in der Mittellinie die reifsten Sporen stromförmig angeordnet.

Die Sporen ähneln ungemein denen des *M. psorospermicus* und lassen sich nur durch genaue Messungen von jenen unterscheiden: bei etwa der gleichen Gesamtlänge ist der Schwanzanhang länger und die Polkörper kürzer. Die Maasse sind:

Gesamtlänge der Spore	30—40 $\mu$
Länge von der Spitze bis zum Ende des Sporenhohlraums	11,5—15 $\mu$
Breite der Spore	5—6,5 $\mu$
Polkapsellänge	6,5—8 $\mu$
Breite derselben	2—2,5 $\mu$
Länge des Schwanzanhangs	22—28 $\mu$ .

*Myxobolus anurus* (Taf. 18, Fig. 25).

Wohnsitz: an den Kiemenblättchen des Hechtes, meist in der Mitte der Länge.

LIEBERKÜHN fand an der Kieme des Hechtes einen *Myxobolus*, dessen Cyste entweder eine körnige Masse allein oder nur Sporen oder beide gemischt enthielt; ungeschwänzte und geschwänzte Sporen, rundlich und oval, hätten bei einander gelegen. GURLEY (87 a, p. 214) will diese Form von dem *M. psorospermicus* trennen, da LIEBERKÜHN, wenn er auch das Vorkommen geschwänzter Sporen anführt, doch nur ungeschwänzte abbildete.

Ich weiss nicht, ob ich die von mir an der Hechtkieme gefundene

schwanzlose Form, die ich *M. anurus* nannte, mit derjenigen LIEBERKÜHN's identificiren soll. Wenn die Grösse der Cysten nicht übereinstimmt, so beruht das wohl auf einer irrthümlichen Grössenangabe der LIEBERKÜHN'schen Species bei GURLEY, der 8 mm Länge und 4,25 mm Breite anführt — eine Grösse, die wohl kaum von einem Kiemenmyxosporid erreicht wird. Genauere Vergleichung der Sporen ist unmöglich, da von der Species LIEBERKÜHN's die genauen Maasse fehlen; die Angabe, dass die Spore oval oder rund sei, würde mit meiner Species übereinstimmen.

Die Cyste des *M. anurus* ist im Bau derjenigen des *M. minutus* vollkommen gleich; sie übertrifft jene nur ein wenig an Grösse; ihre Maasse sind:

Länge 0,6 mm, Breite 0,34 mm.

Die Sporen sind mehr oder weniger oval, meist eiförmig. Sie liegen, im Gegensatz zu *M. minutus*, ungemein dicht gehäuft in der Cyste, so dass die einzelnen schwer im Schnitt zu unterscheiden sind. Die Hauptmaasse der Spore sind:

Gesammtlänge der Spore	12—15 $\mu$
Breite der Spore	4—6,8 $\mu$
Polkörperlänge	5,5—7 $\mu$
Breite derselben	2,1—2,5 $\mu$
Länge des Polfadens	32—38 $\mu$ .

---

Zum Schluss ergreife ich die Gelegenheit, um meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. M. BRAUN für die freundliche Anleitung und Unterstützung, durch welche er mich in meiner Arbeit förderte, meinen ergebensten Dank auszusprechen, desgleichen Herrn Dr. LÜHE, Assistenten am Zoologischen Museum, für die Unterweisung in der Technik der Untersuchungen.

---

### Literaturverzeichnis.

- 80—82. BÜTSCHLI, O., BRONN'S Classen und Ordnungen des Thierreichs, 2. Aufl., Protozoa, V. 1, 1880—82.
81. BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntniss der Fischpsorospermien, in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1881.
83. GRUBER, A., Untersuchungen über einige Protozoen, in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1883.
84. BALBIANI, G., Myxosporidia, ou les psorospermies des poissons, in: Léçons sur les Sporozoaires, Paris 1884.
85. GRUBER, A., Studien über Amöben, in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1885.
86. GRUBER, A., Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmanschichten im Weichkörper der Rhizopoden, in: Biol. Centrbl., V. 6.
87. SCHUBERG, A., Ueber den Bau von Bursaria truncatella, mit besonderer Berücksichtigung protoplasmatischer Structuren, in: Morph. Jahrb., V. 12, 1887.
87. KUNSTLER, J., La structure réticulaire des Protozoaires, in: C. R. Acad. Sc. Paris, V. 104, 1887.
88. MEISSNER, M., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
89. THÉLOHAN, P., Sur la constitution des spores des Myxosporidies, in: C. R. Acad. Sc. Paris, V. 109, 1889.
90. MINGAZZINI, P., Sullo sviluppo dei Myxosporidi, in: Boll. Soc. Nat. Napoli, 1890, IV.
90. THÉLOHAN, P., Contribution à l'étude des Myxosporidies, in: Ann. Micrograph., 1890.
91. PFEIFFER, L., Die Protozoen als Krankheitserreger, 2. Aufl., Jena 1891.
92. LEGER, L., Recherches sur les grégaires, in: Tablettes zool., V. 3, 1892.
92. THÉLOHAN, P., Myxosporidies de la vésicule biléaire des poissons, in: C. R. Acad. Sc. Paris, V. 115, 1892.

92. THÉLOHAN, P., Sur un sporozoaire parasite des muscles des crustacés décapodes, in: C. Re. Sc. Biol. Paris, V. 4, 1892.
  92. THÉLOHAN, P., Observations sur les Myxosporidies et essai de classification de ces organismes, in: Bull. Soc. Philomat. Paris, V. 4, 1892.
  92. KOROTNEFF, A., Myxosporidium bryozoides, in: Z. wiss. Zool., V. 53, 1892.
  92. WELTNER, W., Myxosporidiensporen in den Eiern von *Esox lucius*, in: SB. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1892.
  94. GURLEY, R., The Myxosporidia or psorospermia of fishes and the epidemics produced by them, Washington 1894.
- BRASS, A., Die Organisation der thierischen Zelle (1. u. 2. Theil).
-

## Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

<i>ap</i> Pseudopodien,	<i>Sp</i> Spore,
<i>Cyw</i> Cystenwand,	<i>Spbl</i> Pansporoblast,
<i>Ecp</i> Ectoplasma,	<i>Spl</i> Sporoplasma,
<i>Enp</i> Entoplasma,	<i>Swhg</i> Schwanzanhang,
<i>Msp</i> Mesoplasma,	<i>V</i> Vacuole.
<i>N</i> Kern,	

## Tafel 17.

### Fig. 1—15. *Myxidium lieberkühni*.

Fig. 1. Frei flottirendes Exemplar mit stark entwickelten äussern Schichten, Färbung mit Eosin; das Mesoplasma ragt in die Pseudopodien hinein.

Fig. 2. Vorderende desselben Thieres bei stärkerer Vergrösserung.

*Nz* Netzwerk des Mesoplasmas im Ectoplasma.

Fig. 3. Querschnitt durch ein mit Eosin-Hämatoxylin gefärbtes *Myxidium*; die drei Schichten.

Fig. 4. Anfangsstadium der Knospung. *Kn* Knospe.

Fig. 5. Weiteres Stadium der Knospung mit zum Theil schon frei gewordenen Knospen. *Kn* Knospen.

Fig. 6. Die Ablösung einer einzelnen Knospe *Kn*; bei *c* Zweitheilung des Stieles *St*; *e* freie Knospe.

Fig. 7. Zwei Jugendstadien aus dem Harn; in *b* die beiden Kerne.

Fig. 8. Ansatzende eines grossen Exemplares; am Ende schwindet das Ectoplasma.

Fig. 9. Pansporoblasten: *a* ein junges *Myxidium* mit einem einzigen Sporenpaar; *b* und *c* freie Pansporoblasten; in *b* hat die eine Spore erst ein Polkörperchen entwickelt.

Fig. 10. Pansporoblast mit deutlicher Scheidewand *Schw*.

Fig. 11. Unnormale Lagerung zweier Sporen im Pansporoblasten.

Fig. 12. Rand eines *Myxidium* (nach frischem Präparat): *l. Spbl* leerer Pansporoblast; *Rk* Restkörper, aus einem Körnerhaufen bestehend; *Spp* austretendes Sporenpaar.

Fig. 13. Querschnitt durch eine stark inficirte Harnblase: *JM* innere Muskelschicht; *SM* Submucosa; *Ep* Epithel; *Myx* Myxidien, mit dem Vorderende in Zellen eingesenkt, vor der Zelle durch den Schnitt getroffen.

Fig. 14. Dasselbe; *Myx* Myxidien, in Zellen eingesenkt, quer getroffen, so dass sie in Zellen eingeschlossen zu sein scheinen. *Ep* Epithel; *SM* Submucosa.

Fig. 15. Sporen: a Seitenansicht, b Vorderansicht, c und d anormal gekrümmte Sporen, e zwei Sporen, noch zur Doppelspore vereinigt.

Fig. 16. Pansporoblasten von *Myxobolus*: a normaler achtkerniger Pansporoblast, b idem, c Pansporoblast mit 10 Kernen, d in zwei Sporoblasten zerfallener Pansporoblast mit je drei Kernen in jeder Hälfte, e unentwickelter Pansporoblast mit vier Kernen.

#### Tafel 18.

##### Fig. 17—21. *Myxobolus lobosus*.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein Kiemenblättchen. *Ep* Epithel, *Knsb* Knorpelstab, *Blutg* Blutgefäss, *Myx* Schnitte durch einzelne Loben der Parasiten.

Fig. 18. Aeussere Ansicht des Parasiten.

Fig. 19. Querschnitt durch ein Kiemenblättchen; wie in 17.

Fig. 20. Stärker vergrösserter Querschnitt durch einen Lobus. *I. Cyw* innere Cystenwand, *A. Cyw* äussere Cystenwand.

Fig. 21. Sporen; c eine noch nicht geschiedene Doppelspore.

##### Fig. 22—24. *Myxobolus psorospermicus* s. str.

Fig. 22. Querschnitt durch ein Kiemenblättchen; wie in 17.

Fig. 23. Ein Theil der Cystenwand; die äussere Lamelle gabelt sich, um ein Blutgefäss zu umfassen.

Fig. 24. Theil eines Querschnitts, stark vergrössert. Im innern Restplasma Sporen und Pansporoblasthöhlen mit anlagernden Kernpaaren.

Fig. 25. Sporen von *Myxobolus anurus*. *st. F* starrer Faden, *P. f* Polfaden.

##### Fig. 26 u. 27. *Myxobolus textus*.

Fig. 26. Querschnitt durch ein Kiemenblatt. *Ep* Epithel, *A. Cyw* äussere Cystenwand, *I. Cyw* innere Cystenwand, *P. st* Plasmastränge, *Knsb* Knorpelstab.

Fig. 27. Stärker vergrösserter Theil eines Querschnitts (ohne Epithel); wie in 26.

Fig. 28. *Myxobolus* cf. *creplini* = *M. oviperdus*.

Querschnitt durch ein Ei mit umgebendem Gewebe. *E.h* Eihülle  
*I. Cyw* innere Cystenwand, *J.E* junge Eier.

Fig. 29 u. 30. *Myxobolus minutus*.

Fig. 29. Längsschnitt durch ein Kiemenblättchen; wie in 26.

Fig. 30. Sporen des *Myxobolus*; b eine solche mit doppelter  
Vacuole.

Fig. 31 u. 32 Sporen zu *Myxobolus* cf. *creplini* (28).

Fig. 31. a, b, c Pansporoblasten mit verschiedener Lagerung der  
Polkörper, d entgegengesetzte Lagerung der Sporen, e gleichnamige  
Lagerung derselben, f Spore mit ausgestossenen starren Fäden *st. F* und  
Polfäden *P.f*.

Fig. 32. Unentwickelte Spore mit Bewegung des Sporoplasmas;  
in Zeichnung 2—8 ist nur noch das amöboide Sporoplasma mit der bald  
deutlichen, bald schwindenden Vacuole abgebildet.

*Nachdruck verboten.*  
*Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Amphibian larynx.

By

**Harris H. Wilder,**

Prof. of Zoology in Smith College, Northampton, Mass. U. S. A.

---

With plates 19—21 and 4 figures in the text.

## Contents.

Introduction. Previous investigations and methods.

Part I. Cartilages.

- 1) *Proteidae*.  
    *Necturus lateralis*.  
    *Proteus anguineus*.
- 2) The remaining Ichthyoidea.  
    *Amphiuma tridactylum*.  
    *Siren lacertina*.  
    *Menopoma alleghaniense*.
- 3) *Salamandridae*.
- 4) *Alytes obstetricans*.
- 5) The genus *Rana*.
- 6) *Bufo lentiginosus*.
- 7) The *Hylidae*.  
    { *Hyla versicolor*.  
    { *Acris gryllus*.  
    { *Hylodes pickeringii*.  
    { *Chorophilus feriarum*.
- 8) *Bombinator igneus*.
- 9) *Aglossa*.  
    { *Pipa americana*.  
    { *Dactylethra capensis*.
- 10) Summary of Part I.

## Part II. Muscles.

- 1) The respiratory muscles of *Necturus*, with suggestions concerning their primitive homologies.
- 2) The respiratory muscular system of the other Urodeles.
  - a) Introduction. General homologies.
  - b) Extrinsic muscles.
  - c) Intrinsic muscles; the laryngeal ring.
- 3) The laryngeal muscles of the Anura.
  - a) The laryngeal anatomy of *Rana*, with sketch of development.
  - b) Nomenclature of laryngeal muscles.
  - c) Comparison of different Anuran forms.
- 4) Summary of Part II.

---

The following investigations on the Amphibian larynx were commenced by me while a student in the Morphological Laboratory of Prof. ROBERT WIEDERSHEIM in Freiburg i. Br. during the spring of 1891. To this I was led by the study of cross-sections through the laryngeal region of *Siren lacertina*, which suggested to me a possible theory of origin of the primary pair of laryngeal cartilages (No. 11, p. 680—681)<sup>1)</sup>. More extensive investigation proved the artificial character of this theory and led me to adopt my present idea of the identity of this primary pair with the 5<sup>th</sup> branchial arches, or a portion of them. This idea was communicated at that time to my teacher, Prof. WIEDERSHEIM, although the circumstance attending the return to America and the acceptance of a position there, rendered it impossible to publish it until the following year (1892, No. 12), at which time the same theory was advanced by GEGENBAUR in an extensive treatise on the epiglottis (No. 5). It does not seem possible now for me to find out at what time this work is appeared in Germany, but the first notice of it in the "Anatomischer Anzeiger" was in the number of July 23, 1892, three months after the writing of my article which bears the date of April 27, 1892. In this I do not attempt to claim priority but wish to show that the conclusion was formed independently of the work of GEGENBAUR<sup>2)</sup>. The follow-

---

1) The bracketed numbers refer to the bibliography.

2) The advisability of this explanation is shown by the following rather remarkable statement of GÖPPERT (No. 7). Speaking of an idea

ing comparison of the theories advanced in the two works will show the points of similarity and difference.

## GEGENBAUR:

The starting point for the formation of the respiratory cartilages is found in the *Cartilago lateralis* of HENLE, which in *Proteus* represents the primitive condition, that of a single piece.

The *Cartilago lateralis* is homologous with the 5<sup>th</sup> branchial arch.

This was first suggested by the musculature which is essentially branchial.

The possibility of modification in these arches is shown by the change in Teleosts into inferior pharyngeal bones.

---

emphasized in my publication of 1892 (No. 12), that the Arytaenoids were probably older than the tracheal elements, he says, "Unverkennbar erscheinen in dieser Auffassung Anklänge an die Darstellung in WIEDERSHEIM's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (2. Aufl., Jena 1886, p. 625)". This idea, although incorporated in my conclusions (l. c. p. 573), is quoted directly from WIEDERSHEIM on a previous page (p. 571) of the same work, the citation being identical with that referred to by GÖPPERT. It is not usual to bring a charge of plagiarism against an author for a direct quotation, especially when the page of the extract is given.

## WILDER (1892):

The respiratory cartilages of the Amphibia are represented by two pairs of cartilages, from two distinct sources. Of these, the anterior pair alone, the arytaenoids, represent the *Cartilago lateralis*. The apparently simple condition seen in the *Proteidae*, is not primitive, but secondary.

The arytaenoids (*Cartilago lateralis*) are homologous with the 5<sup>th</sup> branchial arch (notice here that "*Cartilago lateralis*" has not the same value as with GEGENBAUR).

This was first suggested by the fact that every form possesses either a pair of laryngeal cartilages, or a pair of 5<sup>th</sup> branchial arches, but that no animal possesses both.

The homology with the inferior pharyngeal bones is mentioned, but no conclusions are drawn from it.

The nerve supplying the arytaenoid region is the same element which properly belongs to the 5<sup>th</sup> branchial arch (= Vagus 4).

## GEGENBAUR:

The complete separation of the laryngeal cartilages from the rest of the branchial system finds its parallel in the formation of the Os thyroideum.

By the discovery of the identity of the epiglottis with the 4<sup>th</sup> branchial arch, every branchial element is thus seen to become modified sooner or later as a laryngeal cartilage.

The Cartilago lateralis appears in the larval salamander as a single piece (ein einheitliches Knorpelstück) which extends along the sides of the trachea and reaches to the lungs. In this piece there develop five pairs of centres, histologically different from the remaining mass. Of these centers, the first pair becomes the arytaenoids, posterior to which a lateral piece develops applied to the sides of the trachea. (Whether this last comes from the second of the pairs of centers, or from a fusion of all the remaining ones, is not indicated).

The above results I have given in a tabulated form for the sake of comparison and in my own words for the sake of brevity, hoping that thereby I have not in any way misinterpreted the sense of the original.

I may state here that my present beliefs resulting from farther research are somewhat at variance with my own conclusions of 1892 as well as with those of GEGENBAUR, and that these points of difference will be noted in the body of the work and receive full attention in the concluding summary.

As the majority of the work has consisted of purely anatomical preparation, no especial methods have been used. I have found great benefit, however, in the use of Methyl-blue in the demonstration of cartilage. For this purpose a few drops of this staining fluid are

## WILDER (1892):

Other branchial arches have been shown to enter the service of the larynx, e. g. the Mammalian thyroid from the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> (DUBOIS).

The original Cartilago lateralis gives rise to the arytaenoids alone. The "tracheal elements" are a new formation, arising directly from the connective tissue. This development "can be distinctly seen at a time when the hyaline arytaenoids are already well developed".

added to 70% alcohol, so as to make a dilute solution about the colour of a deep sky. Into this is thrown the piece to be examined, it does not matter whether the cartilage is exposed or not, and allowed to remain indefinitely. If the piece be taken out after the expiration of twelve hours, and dissected in the ordinary way in 70% alcohol, all the hyaline cartilage will be found to be stained a deep blue, while the surrounding tissue will be very faintly tinged. In the case of a flat piece, the whole may be pressed between two slides, thrown for a few moments into 100% alcohol, then into turpentine, and mounted in balsam.

As alcohol tends to wash out the colour, the procedures in that fluid must be hastened, but it appears safe in turpentine. I believe that all preparations mounted in this way will eventually fade, but I have several such bearing the date of March '93, which appear still in good condition. If a too strong solution be used, the tissues are stained uniformly, and the differential value of the method is lost. Subjecting this to a microscopic test, I find that the effect is due to the strong affinity for the stain possessed by the hyaline intercellular substance; neither embryonal cartilage nor fibro-cartilage where the intercellular substance is of another nature, react differently from tissues in general.

In cases where I have used sections, I have stained in toto with borax or alum carmine, and cut serially.

My European material has been in part collected by myself while in Freiburg and is partly due to the generosity of Prof. WIEDERSHEIM. Especially do I wish to thank him here for the two specimens of *Proteus* examined, which were taken from his private aquarium and forwarded to me in America. My specimens of the rarer American Urodeles, including the small specimens of *Amphiuma* were obtained from the firm of H. H. and C. S. BRIMLEY, of Raleigh, N. Car.

## Part I. Cartilages.

### 1. *Proteidae*.

These forms furnish a natural group, characterized by the presence of primarily a single pair of respiratory cartilages, which may become secondarily resolved into several pieces. The two genera

differ in several not unimportant particulars, *Necturus* representing the simpler form.

*Necturus maculatus.*

The cartilages consist of flattened pieces situated upon either side of the rima glottis, and showing the most marked individual variation, dependent apparently upon age, size, breadth of body and amount of muscular development (Pl. 19, Figs. 1—7).

The typical form is best seen in young individuals (Figs. 1 and 2), in which the cartilages consist of a single pair (the *Cartilago lateralis* of HENLE) composed of an anterior triangular portion and a long posterior process. The triangular piece is solid, with entire edges, and often possesses a curved process depending from its lateral (outer) angle. The posterior process is curved outwards, and apt to be somewhat widened near its free end. These processes are not applied to the side of the trachea, and do not reach beyond the laryngeal region (Fig. 8). Older and larger specimens show irregular notches in the margin, foramina, and even isolated bits of cartilage which show every appearance of having become detached from an original single piece. This phenomenon finds its most probable cause in the tension exerted upon a thin and delicate plate by the gradual growth of underlying parts, closely connected with it; especially as one sees by careful examination of the series here figured, that the loss of continuity occurs in what would be the narrowest and weakest spots of the original cartilage. The almost complete integrity of the largest one of the series (Fig. 7) may be explained by the powerful structure of the individual from which the specimen was taken, the strength and thickness of the plate having proved capable of resisting the force of the muscular growth. The specimens here figured, and from which these deductions were taken, were prepared with the Methyl-blue method mentioned in the introduction, which stains only adult hyaline cartilage. Examination of the specimens under a low lens often demonstrates the presense of a dense tissue with scattered cartilage cells, connecting the several parts; that is, the separate hyaline elements lie as it were imbedded in a matrix, which undoubtedly represents the original piece. In the figures representing the same cartilages in *Proteus* the unstained portions are also figured. This phenomenon of hyaline and non-hyaline elements is constant among Urodeles and receives a histological explanation under the section devoted to *Amphiuma*. In the other cases I shall merely refer to the two sorts of tissues without farther explanation.

*Proteus anguineus.*

I have observed two adults of this species, the respiratory cartilages of which are figured in Figs. 11 and 12. In these the position of the degenerate tissue is shown, and its relationship to the hyaline elements. The most noticeable difference between this and the foregoing is the presence of large foramina in the triangular portion. These appear to be constant and were so figured by HENLE; but the great individual variation and the probable significance of all such parts (see above, under *Necturus*) would scarcely allow such a conclusion.

In the piece on the left side of Fig. 11, the foramen may be seen to be converted into a notch by the degeneration of its outer wall, while in Fig. 12 (left side) there are two foramina. HENLE's farther suggestion that the foramen may denote the place of future separation into the laryngeal and the tracheal elements is refuted also in the same figures, which show that the actual separation of these two elements is at the base of the triangular piece, exactly where, on mechanical principles, the strain would be greatest.

That these posterior processes are identical with the tracheal elements, may be concluded by a comparison of the relations in Figs. 9, 10 and 13 or 15, *Necturus*, *Proteus*, and *Amphiuma* or *Siren* in which *Proteus* stands in an intermediate position. The processes, short in *Necturus*, and without connection with the tracheal walls, have lengthened in *Proteus* until they bound the lateral walls of the entire trachea and are recurved a little upon the lung in the bronchial region. If now we compare Figs. 7 and 12, we can have no reasonable doubt that they are the same posterior processes figured in *Necturus*, while by a comparison with the tracheal cartilages of *Amphiuma*, *Siren*, or any Urodele with a long trachea, the homology is equally plain. My failure to recognize this homology in 1892 was due to the fact that at that time I had never had an opportunity to investigate *Proteus* and hence had nothing between *Necturus* and *Siren*. In the larynx of *Proteus* as figured by HENLE, there is no suggestion of such an homology. I am thus led to abandon my idea of the independent origin of the tracheal elements and revert to that of HENLE, as accepted by GEGENBAUR. That, however, I am not in accord with these investigators regarding the fate of the tracheal pieces, or with their mode of origin, will appear later. The results obtained from the study of *Proteus* may be summed up as fol-

lows. The respiratory cartilages consist primarily of a flattened pair homologous with those of *Necturus*, and consisting as in this latter form, of a triangular piece and a posterior process. While in *Necturus* the cartilages are relatively small, and confined to the laryngeal region, in *Proteus* the posterior processes become sufficiently extended to reach the lungs. As in *Necturus*, this simple primary piece becomes fenestrated, and irregularly broken, the most constant rupture being that which separates the triangular piece from the posterior process.

The triangular pieces lying by the side of the rima glottis, may be termed from now on the arytaenoids, while the term tracheal elements will be found to be generally applicable to the posterior processes and their derivatives. HENLE's term, *Cartilago lateralis* should be restricted to the originally simple piece (as found in young *Necturi* and presumably in young or larval *Protei*), from which both elements take their origin.

## 2. The remaining Ichthyoidea.

In this group I include the Perennibranches, *Siren* and *Siredon*, and the Derotremes *Amphiuma* and *Menopoma*. Notwithstanding the external differences in the gill region, they show very similar conditions in the respiratory cartilages and may thus be considered together. Of these, *Siren*, as presumably the most primitive, should furnish the best results, and its embryological development, as yet unknown, will present important facts in this as in other departments. The one I have selected to represent this group is *Amphiuma*, a matter depending entirely upon the supply of material. I believe, however, that it faithfully represents the group in respect to the matter under discussion.

### *Amphiuma tridactylum.*

Owing to the attenuated form of this animal, the respiratory cartilages have undergone some modifications which allow themselves, however, to be readily derived from the conditions seen in *Proteus*. An unstained preparation, or one stained in borax carmine, shows what is apparently a continuous piece extending along each side of the trachea from the larynx to the bronchial region, exactly as in *Proteus* (cf. Fig. 9 with Fig. 15 *T.*). Anteriorly the already dif-

ferentiated arytaenoids lie on either side of the rima glottis; whether in direct contact with the tracheal elements or not, is hard to determine. If however, the true hyaline elements are brought out by the methyl-blue method, we see the now familiar appearance of irregular, broken pieces of hyaline cartilage lying in a dense mass of tissue which may be interpreted as degenerate cartilage comparable to the unstained portions in *Proteus* (cf. Fig. 19 with Figs. 11 and 12).

Here as in *Proteus* the point which has suffered the most from the strain of growth is the region immediately below the arytaenoids. In this region the remaining pieces of cartilage are the smallest and and most scattered. Farther down on the sides of the trachea, however, they grow rapidly larger and nearer together, so that the lower two-thirds of the trachea is protected by a generally continuous piece. This posterior lateral strip is curved around the trachea, both dorsally and ventrally, and possesses a jagged outline, which in the lower part of the tracheal region, becomes often developed into well-marked processes projecting towards the median line (Fig. 17). In these HENLE sees incipient tracheal rings, but this is rendered improbable by their extreme irregularity, and their lack of correspondence on the two sides.

That these lateral tracheal pieces are not always continuous, is shown by Fig. 18, which represents a portion of one of them, flattened out and stained by methyl-blue.

The actual histological conditions in the region of the isolated pieces is shown in Figs. 20 and 21, drawn from sections stained with borax carmine, and taken in the region represented by the lower part of Fig. 19. In Fig. 20 the outlines of the original pieces are seen, the hyaline elements within it being readily distinguished from the degenerate tissue in which they lie. Fig. 21 represents the details under a higher magnification, showing the fibrous structure of the intervening mass, with here and there a single isolated cell of cartilage, the whole surrounded by the perichondrium.

To recapitulate the results here given, it would seem that we have here exactly the same original conditions as in *Necturus* and *Proteus*, i. e. the irregular breaking up of an originally continuous piece through rapid growth of the surrounding parts, the greater length of the trachea and the consequent greater attenuation of the lateral pieces resulting here in a

greater number of separate pieces and an increased irregularity in their disposition. This will be seen to be the exact opposite of the theory advanced by GEGENBAUR (No. 5) according to whom there arise, from a primarily simple piece, five pairs of centers from which are formed the definite cartilages. These centers are called by him "trübe Stellen" and would thus represent the areas of commencing degeneration rather than centers of origin of the subsequently important elements.

The phenomenon of the transformation of hyaline cartilage into fibro-cartilage or a similar tissue appears to be of frequent occurrence especially in the case of laryngeal cartilages. KÖLLIKER (No. 10, p. 111) states that "Im Alter wird die Grundsubstanz gewisser echter Knorpel gern faserig und in ihren chemischen Eigenthümlichkeiten derjenigen der Netzknorpel ähnlich, was, zusammengehalten mit der Thatsache, dass an gewissen Orten, am schönsten an der Spitze und am Proc. vocalis der Cartilago arytaenoidea von Säugern und Menschen Netzknorpel und echte Knorpel unmittelbar in einander übergehen, beweist, dass diese zwei Knorpelarten nicht scharf von einander zu unterscheiden sind".

GEGENBAUR, also, has noticed that in the case of the epiglottis, the primitive hyaline condition is modified to the form of elastic cartilage. "Der Knorpel der Epiglottis ist somit phylogenetisch aus einem hyalinen Zustande hervorgegangen und hat erst bei echten Mammalia die Modification in elastischen Knorpel erworben, während er bei den promammalen Monotremen den primitiven Gewebszustand auch beim erwachsenden Thiere beibehält"<sup>1</sup>).

I am aware, that my results as stated above rest mainly on the comparison of adult forms, and need the confirmation obtained only through the development history. This incompleteness has been rather that of necessity than of desire, as larval and embryonic forms of these lower Urodeles are either unknown or unobtainable.

All that I have been able to obtain in this line, is a set of young

---

1) Since finishing the present article, Prof. WIEDERSHEIM has called my attention to a paper by SPURGAT, a pupil of his. The paper, which is at present in press treats of the external cartilages of the human nose, and explains their formation by exactly the same procedure that I have given in the case of the Amphibian laryngeal cartilages, i. e. a mechanical separation into more or less constant elements by the strain exerted by the growth of surrounding parts.

*Amphiuma* (78 mm—110 mm) which were already in the adult form. From the smallest of these I dissected out the region of the respiratory cartilages, stained them in alum carmine, and cut a longitudinal series. In this, the aryaenoids were entirely separate, as in the adult, lying in contact with a strip of firm tissue, extending continuously down the side of the trachea as far as the bronchi. Of this strip rather more than the lower two-thirds consisted of hyaline cartilage, but the tissue at the anterior end, and in contact with the aryaenoids showed a structure similar to that of the degenerate fibro-cartilage of Figs. 20, 21, with here and there small groups of hyaline cells. In other words, the conditions were similar to that of the adult, but showed greater continuity of the hyaline tracheal elements.

The continuity of the degenerate upper end of the tracheal piece with the aryaenoids I have noticed in the adult *Siren* and in *Menopoma* (q. v.) where it is so complete that the hyaline aryaenoids may be described as partly imbedded in the fibro-cartilaginous mass (compare the piece of fibro-cartilage in Figs. 11 and 12 connecting the two hyaline elements).

The aryaenoids may thus be considered to have the same morphological value as the irregular hyaline pieces lower down, although their greater physiological importance has caused them to develop into definite shape before the others. I may thus again emphasize the statement given by WIEDERSHEIM and quoted by me previously (No. 12) that the aryaenoids (i. e. in their fully developed condition) are phylogenetically older than the other respiratory cartilages.

#### *Siren lacertina.*

A study of Figs. 13 and 14 will show that we have here essentially the same condition as in *Amphiuma*. Since however, something has already been published respecting *Siren*, a short treatment of the subject from its historic side would seem advisable. WIEDERSHEIM in his Lehrbuch (1886) describes and figures the tracheal elements of *Siren* as consisting of many irregular bits of cartilage, which are arranged in two rows anteriorly, but in four posteriorly. "Das enge Rohr wird in seiner ganzen Ausdehnung von braun pigmentirten, in der Form sehr variirenden Knorpelsplitterchen gestützt, welche bei *Siren* in der vordern Hälfte der Luftröhre in zwei lateralen, in der hintern aber in vier Serien angeordnet sind". These rows of separate pieces are regarded as primitive, a condition from which that of *Amphiuma* is derived, "wo sie zu beiden Seiten der nach unten

trichterartig sich erweiternden Tracheen auf eine lange Strecke zu je einem continuirlichen, hyalinen, medianwärts ausgezackten Knorpelband zusammenschmelzen."

This author seems to be the first who has recognized the resolution of the tracheal pieces into separate elements, although in the case of *Siren* he has represented the dismemberment as greater than in the cases which have come under my examination. The case examined by WIEDERSHEIM may have been one with excessive separation of parts, as in *Necturus* (Fig. 6), or the median points upon the lateral pieces may have been interpreted as separate, in which case they would appear as two rows. This is rendered more probable by the fact that the points are bordered with a reddish brown pigment, and that the lateral continuous strip, being without that pigment, is exceedingly difficult to demonstrate.

The condition described in *Amphiuma* is accurately expressed, although the conclusion is just the reverse of my own, as shown in the young form. The "Zusammenschmelzen" is the primitive condition and the "Knorpelsplitterchen" the derived. My own former description of the laryngeal cartilages of *Siren* is incorrect, but the error may be easily explained. The description was based upon a preparation under the lens, supplemented by a transverse series through the anterior end. By the first method I demonstrated the more posterior continuous tracheal piece as well as the independent arytaenoids. The second method showed me the hyaline structure of the arytaenoids, as well as the fibro-cartilaginous nature of the degenerate tissue continuous with it. My series stopped there, and I described the arytaenoids as hyaline and the tracheal pieces as fibro-cartilaginous (No. 11, p. 678—679). The figure given in the plate accompanying the paper shows my uncertainty. The theory advanced in that work regarding the origin of the arytaenoids was presented only as a tentative hypothesis, and became replaced by the present theory in my paper of 1892.

#### *Menopoma alleghaniense.*

This conforms very closely to the condition in the two preceding. HENLE's figures representing a fusion of the tracheal elements across the middorsal line I regard as erroneous. Hence the conclusion that this represents a stage in the formation of tracheal rings falls to the ground.

### 3. *Salamandridae*.

The condition of the respiratory cartilages in this group is essentially that of the preceding, but the varying length of the trachea exerts a modifying influence upon the tracheal elements. In *Triton* (Figs. 27 and 28) where the reduction of the trachea is as great as in the Anura, the tracheal pieces are broad and applied to the curved portion representing the bronchial region. Their irregular contour, with the characteristic projecting points (HENLE's incipient tracheal rings) still show similarity to their form in the previous group. Fig. 25, drawn from a methyl-blue preparation of the allied genus *Salamandra*, exhibits also the usual irregularity and fragmentary nature of the pieces composing these elements. *Amblystoma* (Fig. 26) shows the form of these pieces in a species with long trachea.

It is also important to note the changes in the form of the arytaenoids (Fig. 29, *Triton*), which show a tendency to become concave upon their inner surfaces. The external lateral projection for the attachment of muscles is well-marked (cf. *Siren*, No. 11, plates).

The group of lungless Salamandrids should receive mention here. Of these, six species have already been enumerated, two by CAMERANO (No. 1) and four by myself (No. 13). As they have not all been subjected to the section method, it is quite likely that some may exhibit traces of the respiratory cartilages. In the case of *Desmognathus* and *Plethodon* I have cut serially several larval stages, as well as the adult, in all cases with negative results.

### 4. *Alytes obstetricans*.

The modifications undergone by the Anuran laryngeal cartilages are considerable, and in most of these the Urodelan type is scarcely to be recognized. The main modifying influence here is the excessive reduction of the trachea and the consequent breadth in that region. For the purpose of keeping this broad passage dilated, the tracheal elements unite more or less completely into the form of a ring which has been called the "cricoid" by the older authors. This name is plainly misleading for in this complex there are included not only the elements which form the cricoid of higher types, but also all the other tracheal and bronchial elements. This confusion may be obviated by the non-committal name of Annulus, which suggests its form without implying erroneous homologies. The secondary outgrowths from the hyoid complex, the Processus thyreoides or

Processus medialis of GAUPP (No. 4) so characteristic of the Anura, enter into more or less close association with the larynx. In the typical forms they make a broad angle into which the larynx is received, being held in position by a pair of Annulo-thyroid ligaments stretching from the sides of the annulus to the points of the thyroid processes. In more specialized forms the thyroid processes become more or less consolidated with the laryngeal structures, the first stage being the chondrification of the annulo-thyroid ligament (*Bufo*). In the Aglossa the association is still more complete, the thyroid processes forming a resonance box which contains the arytaenoids. The form most readily comparable with the Urodeles is *Alytes obstetricans*. By a glance at Fig. 37 we can recognize at once the arytaenoids below which lie the two lateral tracheal pieces united across the median line on the pharyngeal<sup>1)</sup> side in such a way as to form an incomplete annulus. This cartilage-complex is composed of the most important Anuran elements which may be named for better description. The two free processes projecting posteriorly and lying on the sides of the bronchi may be termed the Bronchial processes. These always lie somewhat upon the cardiac side and are perhaps, next to the body of the annulus, the most constant element. They may serve in a preparation or diagram to indicate the cardiac or ventral aspect. The loop formed by the fusion of the lateral elements across the median line of the pharyngeal surface is also fairly constant, and serves to indicate the pharyngeal or dorsal aspect. It may be called the Posterior pharyngeal process. The term Cardiac processes may be suggested for the remaining elements which extend forward, as it were, behind<sup>2)</sup> the arytaenoids. In many other forms these make by their fusion the dorsal half of the body of the annulus, but this generally involves only their posterior portion leaving free cardiac processes at the anterior border of the annulus. These processes are often so prolonged as to articulate or even fuse with the arytaenoids. The arytaenoids are curious, somewhat triangular structures concave upon the cardiac side and appearing as if the upper outer edge were rolled over to increase the concavity.

---

1) The terms "pharyngeal" and "cardiac" to designate the aspects of the laryngeal and hyoid regions will prove more serviceable in many cases than the more usual "dorsal" and "ventral."

2) i. e. on the cardiac side of. The word refers to a dissection from the pharyngeal side.

### 5. *Rana*.

Nowhere among the limits of a genus or even of a family is there so great diversity of structure as here. They may be arranged in three types, the differences of which may be explained by comparison.

Type I (Figs. 38—41). This type appears to have but one representative, *Rana temporaria* of Europe, even the allied *R. sylvatica*, often considered a sub-species of the first, conforming rather to the second or general type. It is the most embryonic and may be considered as a permanent retention of a stage passed by other frogs during the metamorphosis. The arytaenoids are huge cartilages which in general shape may be compared to spherical lunes of  $90^{\circ}$  placed together with their concave surface directed inwards and downwards. Their longest axis is transverse (Fig. 40) and the vocal chords in the inside are parallel to this axis (Fig. 41). From their apex which is directed upwards and somewhat prolonged are segmented off those tiny elements known as the cartilages of SANTORINI. As this is plainly a mistaken homology, there being no possible relationship between these flecks occurring in this specialized family and the Mammalian cartilages of this name, I may suggest the term apical cartilages to replace the old name. The annulus has become complete by the formation of a delicate isthmus connecting the two cardiac processes at their base. These latter have fused above with the arytaenoids (Fig. 35). The body of the annulus lies in a transverse plane perpendicular to the longitudinal axis of the body. The bronchial and posterior pharyngeal processes are easily distinguishable although the latter is not a simple loop but a rather short and thick process. Upon the sides of this a pair of new processes, the anterior pharyngeals, project forwards from the annulus and furnish origin for some of the intrinsic muscles.

Type II. This is the usual form for *Rana* and includes every other species investigated except *R. esculenta*. The figures to illustrate this type (Figs. 31—35) I have taken from the common American grass frog, *R. virescens*, which is figured in details to show musculature. This does not appear to differ essentially in the three types under discussion which refer merely to the cartilages. In order to derive this type from the first, it is only necessary to imagine a rotation of the arytaenoids about their transverse axis for about  $90^{\circ}$  toward their pharyngeal side displacing their adjacent parts in proportion to their proximity and closeness of relation. This rotation

gives the arytaenoids the position shown best in Figs 34—35. The angle formerly the farthest ventral is now anterior while the dorsal angle is posterior. The change is, however, best shown by the apical cartilages which now take a median position on the pharyngeal surface (Fig. 34). The vocal chords are rotated also and lie parallel to the longitudinal axis of the body (Fig. 35). The annulus is affected by this rotation on account of the close connection of the cardiac processes with the arytaenoid. By means of this its cardiac side is carried anteriorly thus rotating the plane of the entire ring though in less degree than in the case of the arytaenoids. Similar modifications take place in the position of the muscles. That this rotation is a real one and not fancied I have proven by the development. In young frogs of this type (*R. clamitans*) with four legs and a caudal stump of 2—3 cm, the arytaenoids still lie in the position of the first type with the apical cartilages directed anteriorly.

Type III. This type like the first has only one representative, *R. esculenta*, but it is this particular form which is figured in ECKER and WIEDERSHEIM's *Anatomie des Frosches* (No. 3) and which has consequently been copied in all the text-books as the typical larynx of *Rana*. As a matter of fact this form is entirely unique and I have failed to find in my other species a similar condition. The rotation is the same as in the second type, but a farther modification has taken place through the fusion of the two bronchial processes across the median line to form a fantastically shaped W. Aside from this the other parts of the annulus are extremely delicate and gracefully looped, giving one at first the impression of an entirely aberrant form. By comparison of Fig. 44 with Fig. 35 the real cause of the difference becomes apparent.

### 6. *Bufo*.

The disposal of the cartilages here reminds one at first of *Alytes* especially the excessive development of the bronchial processes, which show at their free end some of the irregularities characteristic of the bronchial ends of the tracheal pieces in the Urodela (compare Figs. 25 and 26 with Fig. 43). The annulus is here complete and consists of a simple ring almost without processes. This reduction may be considered as secondary through the evidence of the muscles which show a reduction from the frog type. Most important in this respect is the complete disappearance of the anterior pharyngeal processes together with those elements of the intrinsic muscular ring

which have acquired an attachment to it (compare Fig. 34 with Fig. 42). Suggestions of sexual dimorphism are shown here, the entire laryngeal apparatus of the female being smaller than that of the male.

### 7. *Hylidae*.

These forms constitute a natural group characterized by 1) an excessive degree of sexual dimorphism; the male larynx being several times larger than that of female; 2) abnormal size of the male larynx in proportion to the body of the animal, and 3) a tendency to the formation of nodules of cartilage in the tendons of the muscles and in the vocal chords to act as sesamoids. The rotation of the cartilages noticed in *Rana* has here reached the extreme, involving the annulus to such an extent that its plane almost coincides with the frontal plane of the body, and lies closely applied to the concave (cardiac) edges of the arytaenoids. The forms investigated in detail are *Hyla versicolor* (Figs. 48—50), *Acris gryllus* (Fig. 51), *Chorophilus feriarum* (Figs. 52—55), and *Hylodes pickeringi* (Figs. 56, 57). The details of special interest are as follows and may be seen by a comparison of the figures. The smallest species show in the male the largest laryngeal apparatus proportionately as well as the most striking disproportion in the sexes. In a male specimen of *Chorophilus feriarum* measuring but 29 mm from nose to posterior end of body, the glottis slit in the fresh condition limited by mucous folds measured 4 mm, or nearly one seventh the total length of the body; while in a female of 33,5 mm total body length the glottis slit scarcely measured 1 mm. This disparity is shown in Figs. 52 and 53, drawn to the same scale as shown by the hyoid skeleton. The smallest species studied was *Acris gryllus* and here a male of 34 mm total length, possessed a glottis slit of 3 mm. The arytaenoids are of similar shape in all the species examined, being in position (i. e. amount of rotation) similar to those of *Rana* but more slender. Their cardiac margin is more curved (Fig. 50, profile view) and they lack the apical cartilages. The annulus is extremely slender and almost without processes; the only ones appearing are the bronchials. These are in the form of very much reduced hooks, lifted far out of position by the more complete rotation of the plane of the annulus (Figs. 50 and 57).

These processes in *Acris* are reduced to minute hooks and in the females of *Chorophilus* are entirely wanting. The entire annulus

in *Acris* is so small that it scarcely shows in a pharyngeal view (Fig. 51). In the males of *Hyla*, *Hylodes* and *Chorophilus*, the annulus is reinforced by curved extensions of the thyroid processes of the hyoid, rather thick and blunt in the two first, but so long and tapering in *Chorophilus* that they give almost the appearance of a second annulus. This is especially deceptive in cross sections. Sesamoid cartilages seem to occur in the tendons of the ring muscles of all species, being absent in the females. In *Hyla* and in *Chorophilus* I have demonstrated both anterior and posterior pairs (Figs. 50 and 54). They seem also to occur in *Acris*.

In addition to the above cartilages, I have succeeded in demonstrating in the male *Chorophilus* a long and narrow pair which lie on the cardiac side of the arytaenoids in relation to the vocal chords. These may be called accessory arytaenoids, and are shown in the cross section Fig. 55.

### 8. *Bombinator*.

This frog possesses a curious type of larynx, unique in itself, but suggestive in comparison with the relationships met with in the *Aglossa*. The most striking peculiarity, as seen in Fig. 45, consists of an enormous expansion of the annulus, forming a broad resonance box, at the top of which are situated the arytaenoids and the vocal chords. The osseous thyroid processes of the hyoid closely enclose this resonance box although without actually participating in its formation, a condition realized in the *Aglossa*.

Rudiments of the more persistent elements of the typical annulus may be recognized in this expanded formation, especially in the male. The bronchial processes are plainly represented by the two lateral posterior lobes, which lie upon the cardiac side of the organ, while the pharyngeal point may represent the pharyngeal process. At the sides anteriorly, the cartilage is discontinuous; the enormously expanded ring muscles being stretched across the interval. The shape and size of the entire apparatus shows marked sexual differences (Figs. 46—47). The annulus of the female is in general smaller but wider than that of the male. The disposal of the open posterior margin and its lobes and notches is also different.

### 9. *Aglossa*.

My knowledge of these forms rests upon hasty study four years ago of single male specimens of each of the two genera, and is, therefore, very imperfect. It has been fortunately reinforced, however,

in the case of *Pipa* by the beautiful figures and descriptions of GRÖNBERG (No. 8), which includes studies of both sexes. Referring to his work on *Pipa*, and comparing it with the condition given in *Bombinator*, we can readily see how his suggestion may have been realized as to the participation of the thyroid processes of the hyoid in the formation of the resonance box.

In *Bombinator*, these processes lie so close to the laryngeal apparatus that they must materially support and strengthen it, and their nearer approximation and fusion in *Pipa* to form the "thyroid cartilage" is but a step, especially as the osseous elements remain distinct in the female. An exact regard to homologies, however, would lead me to reject the term "thyroid cartilage" for this newly formed piece, and replace it by hyo-branchial plate, since there can be no homology possible between these processes, secondarily formed from the Anuran hyobranchial piece (GAUPP, No. 4) and the Mammalian thyroid (= 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> branchial arches [DU BOIS, No. 2]). The words of GRÖNBERG in the article quoted, that "so können wir hier zum ersten Mal im Thierreich von einer Cartilago thyroidea im Sinne des Säugethierschildknorpels sprechen", must be taken in a physiological meaning alone.

The absolutely unique development of the arytaenoids in the male *Pipa* which hang in the resonance box "wie der Schwengel in der Glocke" (quoted from MAYER, 1825, by GRÖNBERG) is deserving of careful investigation from the side of the physicist, as well as that of the naturalist. The occurrence of actual tracheal rings on the free bronchi is surprising and represents the only case outside of the Gymnophiona where tracheal rings occur within the limits of the Amphibia. HENLE's suggestion, previously referred to, of the projecting processes on the tracheal elements of the Urodeles as incipient tracheal rings is unsatisfactory, and we must seek their origin, here and elsewhere, in the embryological development.

I strongly suspect, however, that the tracheal rings of the reptile, inherited from them by the other Amniota, are not strictly homologous with these chance occurrences among the most specialized Amphibia; but a clue to the mechanics of the formation in any case would be helpful and a distinct advance towards the solution of the problem.

The laryngeal apparatus of *Dactylethra* is markedly different from that of *Pipa*, great changes in the formation of the resonance box being occasioned by a different disposal of the hyoid elements.

Here the thyroid processes lie on the sides of the larynx, and when viewed from the cardiac side, seem to have preserved their typical form better than in *Pipa*. A tough membrane stretched on the cardiac side between these two processes, seems to replace the bony plate, referred to by GRÖNBERG as the "thyroid cartilage". On the pharyngeal side, however, broadly expanded wings, apparently from the cartilaginous tips of these processes, enter largely into the formation of the resonance box and form broad attachments for the extrinsic muscles (Figs. 58 and 60). The resonance box is thus incomplete upon the cardiac side and may be thus easily opened by removing the membrane. Within are found three cartilages (Figs. 60—61); one a median, heart-shaped piece, lying more on the pharyngeal surface, and a pair of irregularly oval pieces lying higher up. The paired cartilages were interpreted by HENLE as the "arytaenoids" and the unpaired piece, the "cricoid". The disposal of the muscles, however, and especially the insertion of the lateral extrinsic system about the rima glottis, led me to suspect the existence of other genuine arytaenoids lying within the ring and at the point of insertion of the extrinsic muscles. These I found (Fig. 61) as a pair of tiny cartilages, lying in the position suggested and entirely overlooked by HENLE. The discovery of these leads me to interpret the three other pieces as isolated elements of the annulus; the median piece, perhaps, corresponding to the pharyngeal process, and the two lateral, either to the anterior pharyngeal processes or simply to be referred to the lateral elements of the annulus.

### 10. Summary of Part I.

1. In young *Necturi* and *Protei* there exists a single pair of laryngo-tracheal cartilages, representing the 5<sup>th</sup> pair of epibranchials. These, by the strain exerted upon them by the rapid growth of the surrounding parts, become degenerate in places, which results in fenestrations and more or less complete separation into different pieces.

2. Of these pieces, the most constant is an anterior pair of triangular cartilages, lying upon the sides of the rima glottis and known as the arytaenoids; the remaining pieces lie upon the sides of the trachea and may be called the tracheal elements.

3. This condition becomes perpetuated in the higher forms, which constantly possess a pair of arytaenoid cartilages and a variable

number of cartilaginous elements lying along the sides of the trachea and often grotesquely shaped.

4. Among the Urodeles, the arytaenoids are the most constant while the tracheal elements vary with the relative length of the trachea.

5. In a few Salamandrids, all the respiratory cartilages have been lost by a secondary reduction, and the animals, having passed the gill period, respire by means of the integumental and pharyngeal capillaries.

6. The short and wide trachea of the Anura necessitates the formation of a cartilaginous ring, the annulus, which is formed by the fusion across the median line of the anterior portions of the tracheal elements. The posterior tracheal pieces generally persist as the bronchial processes.

7. The annulus produces several processes, of which the most constant are the posterior pharyngeal, which lies in the median line; the anterior pharyngeals, for the attachment of muscles; and the cardiac, which often become closely attached to the arytaenoids.

8. The Anuran arytaenoids are generally huge concave organs, which by their shape greatly increase the resonance of the voice. In *Rana* a pair of tiny cartilages, the apical cartilages, segment off from the main mass.

9. In the more specialized Anura the primitive relations of the larynx are confused by its rotation about a transverse axis.

10. Characteristic of the *Hylidae* is the formation of sesamoid cartilages which facilitate the action of the muscles and reinforce the vibration of the vocal chords.

11. In *Bombinator* and in the *Aglossa* the voice is increased by the formation of a resonance box, formed either by the annulus alone (*Bombinator*) or by the annulus and parts of the hyoid apparatus together.

This resonance box may become partly or almost wholly ossified and attain a proportionately enormous size. In *Pipa* the arytaenoids are ossified and greatly developed, while in *Dactylethra* they are much reduced.

## Part II. Muscles.

### 1. The respiratory muscles of *Necturus*.

As in the case of the cartilages, we must take the *Proteidae* as the point of departure for the respiratory muscles, believing that these forms, though variously modified, still preserve many of the characteristics of the fish-like ancestors of air-breathing Vertebrates.

As we have traced the laryngeal cartilages to branchial elements, we must expect the larynx to be supplied by gill-musculature, and this is still recognizable here. By a singular chance, the branchial system is here rendered incomplete by the failure of the 4<sup>th</sup> epi-branchial, present in many of the higher forms, but as its position is still represented by a tendinous inscription, as recently shown by GÖPPERT (No. 6), this lack is an unimportant one.

We may take, then, the conditions found in *Necturus* as the most primitive now left us, and thus this animal may serve us as a key to the morphology of the system, from which we may deduce a primitive and generalized type to serve as a basis for terminology.

Any description of the pharyngeal and laryngeal muscles of *Necturus* which does not include the *Levatores arcuum* would be incomplete, and in order to bring these out in connection with the other parts under discussion, the head must be removed and the exposure made of the pharyngeal and lateral gill regions. This may be accomplished either by splitting the head in the median plane and drawing the parts aside, as recommended by GÖPPERT (No. 6), or by cutting through one side, beginning at the angle of the mouth and folding the head over upon the other side. This latter method, although giving an exposure of one side alone, furnishes a better opportunity for tracing the *Levatores arcuum* to their origin, and completely exhibiting their relation to the other parts, for, after making the exposure of the pharyngeal muscles, the entire head may be dissected away, leaving only the integument for the purpose of showing muscular origins. Such a dissection will present the aspect shown in Fig. 8. The floor of the pharyngeal cavity is seen to be covered by a sheet of muscle, disposed in bundles corresponding to the branchial arches, and divided by them into dorsal and ventral portions. Thus the 2<sup>nd</sup> branchial arch possesses a dorsal, but no

ventral portion; the 3<sup>rd</sup> is typical and possesses both; the 4<sup>th</sup> arch (i. e. the tendinous inscription) is also complete, and for the 5<sup>th</sup> arch (the arytaenoids), there is a large dorsal portion. Whether there may be here anything corresponding to a ventral portion, will be discussed later. With regard to the current nomenclature of these muscles, the three anterior dorsal portions are the *Levatores arcuum* II—IV, *Levator arcus* I failing in *Necturus*. The remaining dorsal portion was called by HENLE (No. 9) the *Dorso-trachealis*. The separate ventral portions of the muscular sheet have been generally confused under the name of *Hyo-trachealis* (HENLE, GÖPPERT), even this recent investigator (No. 6) overlooking the important fact of separate insertions into two branchial arches. If one recall a diagrammatic figure of mine published in 1893 (No. 12), the almost complete correspondence between it and the actual condition in *Necturus* will be seen. The musculature of the visceral skeleton may be resolved into a series of sheet-like expansions, one from each gill arch, and divided by the arch into a dorsal and ventral portion.

The accompanying diagram (Fig. A) is based upon *Necturus*, but so completely corresponds to my former diagram that it may be substituted for it. The parts drawn in full are actually present in *Necturus*, although the 4<sup>th</sup> epibranchial is rudimentary. The 1<sup>st</sup> *Levator arcus* is so generally present in Urodeles that I have represented its right to be included in this scheme, by a light shading. The only portions not occurring in Urodeles as far as they have been examined, are the 3<sup>rd</sup> and 4<sup>th</sup> ventral portions (belonging to the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> branchial arches) and these are left white in the diagram. Whether these are represented ontogenetically, the much-needed embryology of the *Proteidae* will decide.

As the actual conditions in the primitive Urodeles so completely coincide with the diagram, it may serve as a basis for a simple and convenient terminology, and one of fundamental morphological value. The dorsal and ventral series may be designated by the prefixes dorso- and pharyngo-, to suggest the origins, and the terms may be completed by the addition of the name of the visceral arch into which they are severally inserted.

This will give us the following set:

Dorso-mandibularis	( $D_1$ )	Pharyngo-mandibularis	( $V_1$ )
Dorso-hyoideus	( $D_2$ )	Pharyngo-hyoideus	( $V_2$ )
Dorso-branchialis 1—5	( $D_{3-7}$ )	Pharyngo-branchialis 1—5	( $V_{3-7}$ )

There is a possible objection to the second set of terms, on the ground that in accordance with the more usual action of these muscles, the origin and insertion should be reversed, but as these terms are more or less relative and as in the majority of cases the physiological meaning of these terms may be reversed, it is felt that anatomically

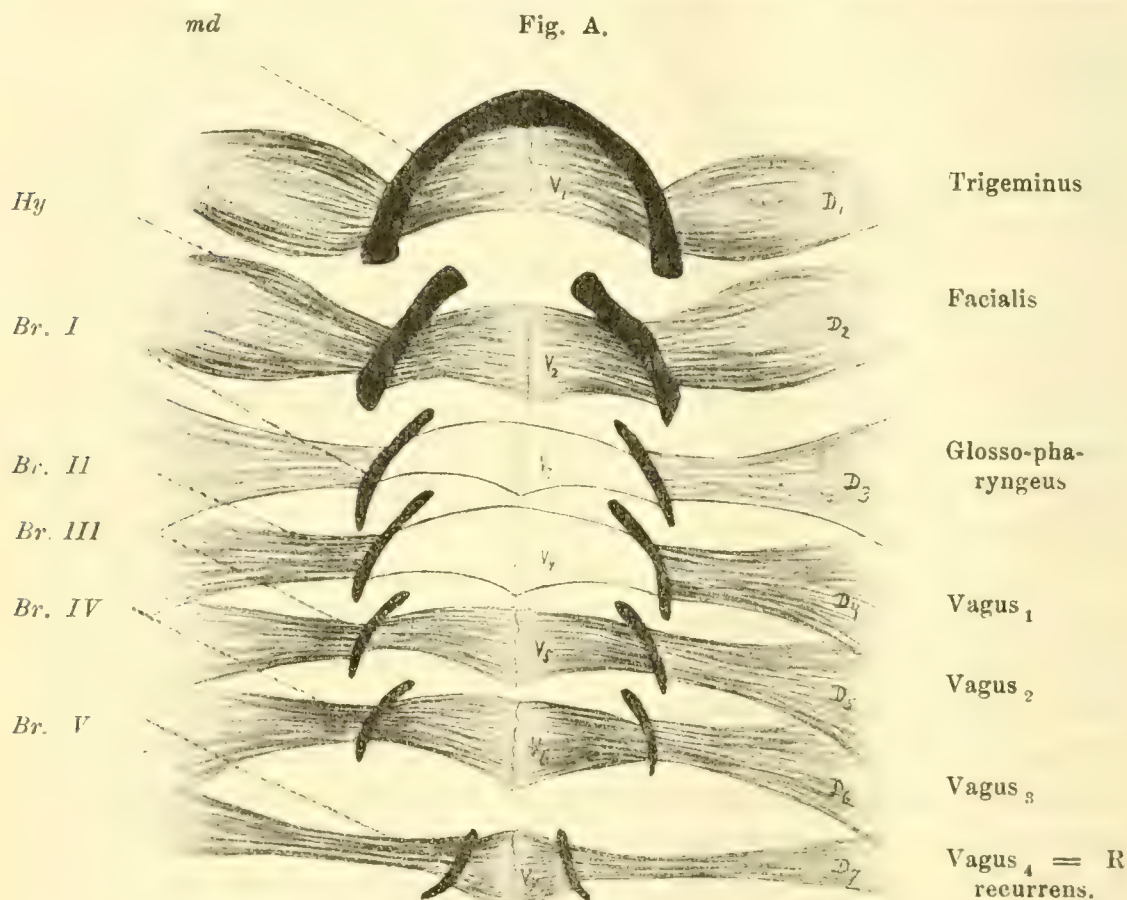


Diagram of the branchial musculature based upon the condition in *Necturus*.  $V_3$  and  $V_4$  fail.  $D_3$  is not represented in *Necturus*, but is usually present in Urodeles. *md* mandible; *Hy* Hyoid arch. *Br. I—IV* branchial arches; *Br. V* Cartilago lateralis (the respiratory cartilages).  $V_{1-7}$  the ventral muscular segments of the visceral arches (see text);  $D_{1-7}$  the dorsal segments of the same. The words in the column on the right refer to the nerves supplying the segments.

the median raphés are better interpreted as the origins, and that the arches, which are readily movable and generally free, may serve well as insertions.

A comparison of this diagram with the condition in *Necturus* and the other Urodeles, and the correspondence between the above terminology and the terms in common use, may be shown by the following table:

I. Mandibular arch	{ Dorso-mandibularis	= Masseter, Temporalis etc.
	{ Pharyngo-mandibularis	= Intermaxillaris anterior.
II. Hyoid arch	{ Dorso-hyoideus	= Digastricus (of Amphibia).
	{ Pharyngo-hyoideus	= Intermaxillaris posterior.
III. 1 <sup>st</sup> branchial arch	{ Dorso-branchialis <sub>1</sub>	= Levator arcus I. (fails in
	{ Pharyngo-branchialis <sub>1</sub>	= Fails <sup>1</sup> ). [ <i>Necturus</i> ].
IV. 2 <sup>nd</sup> branchial arch	{ Dorso-branchialis <sub>2</sub>	= Levator arcus II.
	{ Pharyngo-branchialis <sub>2</sub>	= Fails <sup>1</sup> ).
V. 3 <sup>rd</sup> branchial arch	{ Dorso-branchialis <sub>3</sub>	= Levator arcus III.
	{ Pharyngo-branchialis <sub>3</sub>	= Portion of "Hyo-trachealis" or "Hyo-pharyngeus" that inserts on the 3 <sup>rd</sup> epibranchial.
VI. <sup>2</sup> ) 4 <sup>th</sup> branchial arch	{ Dorso-branchialis <sub>4</sub>	= Levator arcus IV.
	{ Pharyngo-branchialis <sub>4</sub>	= Remainder of "Hyo-trachealis" s. "Hyo-pharyngeus".

With regard to the muscles of the 7<sup>th</sup> visceral arch (5<sup>th</sup> branchial) there is ground for controversy. Although the Dorso-branchialis<sub>5</sub> is plainly represented by the „Dorso-trachealis“, has *Necturus* any equivalent for the 5<sup>th</sup> Pharyngo-branchial? For this place I may suggest the muscles lying upon the larynx itself (Fig. 24), referred to by GÖPPERT as the Laryngei. According to this author, these muscles are in their origin merely portions of the general pharyngeal sheet lying about the larynx which have become secondarily connected with the laryngeal cartilages. The portion which lies on the dorsal side of the cartilages, and called by him Laryngeus dorsalis, he derives from the Dorso-pharyngeus (i. e. Dorso-

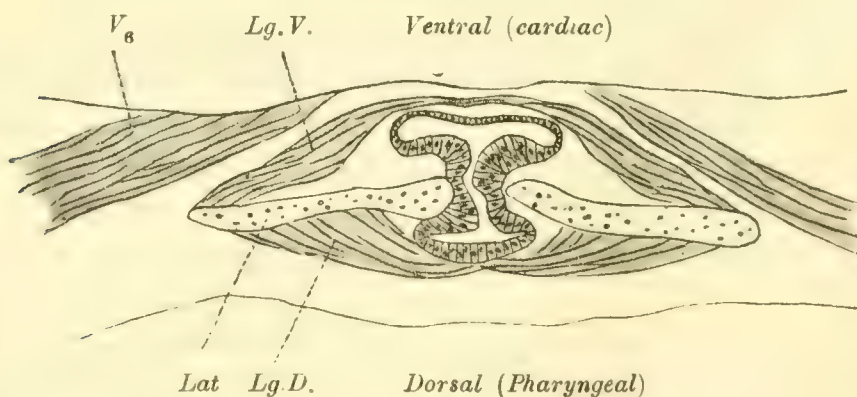
1) GÖPPERT considers that the ventral segments primarily stretched from arch to arch, and thus belong to the same series as the Keratohyoidei and Constrictor arcuum branchiarum. He thus considers the formation of median raphés as secondary. If on the other hand we assume this latter condition as primitive, the muscles referred to may be considered either remnants of a deeper system formerly extended interbranchially, or as modified members of the system presented here. In this latter case they may represent the missing 3<sup>rd</sup> and 4<sup>th</sup> ventral segments.

2) The two muscles connected with this arch are thrown into close relationship by the failure of the arch itself, the two forming thus a digastric muscle separated by an inscription. GÖPPERT (No. 6) suggests the term "Digastricus pharyngis" for the muscles when in this mutual relationship.

branchialis<sub>5</sub> s. Dorso-trachealis) while the ventral piece, Laryngeus ventralis, would be a portion of his Hyo-pharyngeus (i. e. the sheet formed by the two muscles, Pharyngo-branchialis<sub>3—4</sub>).

His claims are as follows, "Der Laryngeus ventralis erscheint wie eine dorsale Portion des Hyo-pharyngeus. Der Laryngeus dorsalis, der auch bei *Proteus* völlig den Faserverlauf des Dorso-pharyngeus fortsetzt, steht bei *Menobranchus* in continuirlichem Zusammenhang mit Theilen des Muskels" (No. 6, p. 53). I have carefully examined two complete series of transverse sections of the larynx of *Necturus* and find that GÖPPERT's claim of the "continuirlichen Zusammenhang" of the Laryngei with the pharyngeal sheets is not supported by them. In each series and in every section the two sets of muscles appear entirely separate and distinct, every fibre of the Laryngei arising from the flat surface of the cartilage or from the connective tissue which partly replaces it posteriorly. Sections of the larynx of *Proteus* have unfortunately not been at my disposal but the words of GÖPPERT as quoted above, are not as positive as in the case of *Necturus*. His farther claims for a similar origin based upon

Fig. B.



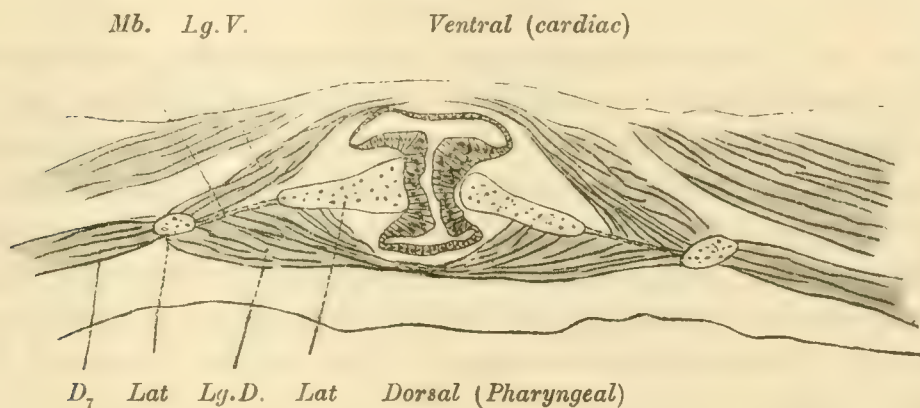
Transverse section from a series through the larynx of *Necturus*. Lat, Cartilage lateralis; Lg.V. Laryngeus ventralis; Lg.D. Laryngeus dorsalis; V<sub>6</sub> Pharyngo-branchialis<sub>4</sub>.

a similar action is in the first place an incorrect one, and secondly it cannot be conceded that a similar physiological action is any ground upon which to base an assumption of homology. After referring to the fact that the fibres of the two sets run in the same direction, which is certainly not so, he says, "sie (die Laryngei)

wirken bei ihrer Contraction genau in dem Sinne derselben (der Pharyngealmuskeln) und sind daher im Stande, die Action der Pharynxmuskeln direct zu unterstützen."

The conclusion regarding this would vary very much in accordance with the section taken and with the point regarded as the most usual punctum fixum. Thus in Fig. B, taken through the wide portion of the cartilage, the ventral Laryngeus might admit of such an interpretation provided it worked alone, but in Fig. C, cut lower down it is hard to see how the action of Dorso-branchialis<sub>5</sub> (= Dorso-pharyngeus) could have the same effect as the Laryngei, pulling upon the cartilage from the opposite side. Here the Puncta fixa are plainly the median raphés and the dorsal origin of Dorso-branchialis<sub>5</sub>,

Fig. C.



Section taken lower down in the same series as Fig. B. *Mb.* membrane completing the cartilage; *D<sub>7</sub>* Dorso-branchialis<sub>5</sub> (here = Dorso-laryngeus); other letters as in the preceding.

and their action must be that of direct antagonists with regard to the cartilage held in suspension between them. The Laryngei, by drawing the cartilages towards the median line would tend to close the respiratory aperture which the 5<sup>th</sup> Dorso-branchialis would draw the cartilages apart and serve to dilate the orifice.

The view here set forth concerning the Laryngei appears to be strengthened by the cross-sections of larval forms published by GÖPPERT in the work so often quoted (No. 6). If we refer to fig. 7 on p. 48 of this work, representing a cross-section through the larynx of a larval *Pleurodeles*, we see the two Laryngei separated from the Dorso-pharyngeus (*D<sub>7</sub>*) by a tendinous inscription, which, although referred to by the same letter as the important rudiment found between *D<sub>6</sub>* and *V<sub>6</sub>* (= 4<sup>th</sup> epibranchial) is here seen to be a different part. If,

however, we compare this section with Fig. C of the present work, we may interpret this inscription as the rudiment of the little cartilaginous piece formed by the projecting lateral hook of the Cartilago lateralis (i. e. the 5<sup>th</sup> branchial arch) or else as the ligament extending posteriorly from this (see Fig. 24\*).

In the section in question, this ligament is seen to separate the Dorso-laryngeus ( $D_7$ ) from the two Laryngei ( $V_7$ ) in the same manner as the two elements of the preceding visceral arch ( $D_6$  and  $V_6$ ) are separated by the rudiment of the 4<sup>th</sup> epibranchial.

A similar relationship in the case of the larval Salamander is shown in fig. 8 of GÖPPERT's work.

## 2. The respiratory muscular system of the other Urodeles.

### a) Introduction.

If we may base our homologies of the respiratory muscles upon the plan above given, considered as primitive, we see that the muscular elements of the 7<sup>th</sup> visceral arch (= respiratory cartilages), are the only ones originally connected with the system. The muscles of the 6<sup>th</sup> visceral arch (4<sup>th</sup> branchial) will be found in a few cases to be connected with the respiratory cartilages, a condition which we must interpret as secondary, and the muscles of the 5<sup>th</sup> visceral arch possess only a topographical relation. This may be expressed by the following table:

#### 5<sup>th</sup> visceral arch (3<sup>rd</sup> branchial).

Dorsal segment: The Levator arcus III of Urodeles. Here referred to as Dorso-branchialis<sub>3</sub> ( $D_5$ ).

Ventral segment: This is Pharyngo-branchialis<sub>3</sub> ( $V_5$ ) of the diagram. It is present only in the *Proteidae* and forms the anterior portion of the broad pharyngeal sheet. It was confused by GÖPPERT with the next posterior muscle, Pharyngo-branchialis<sub>4</sub> ( $V_6$ ) under the name of Hyo-pharyngeus. It is absent in other Urodeles and never serves as a laryngeal muscle.

#### 6<sup>th</sup> visceral arch (4<sup>th</sup> branchial).

The cartilaginous arch is present in the adult in a few forms only (*Siren*, *Amphiuma* etc.). In the *Proteidae* and in the higher Urodeles it is represented by a tendinous inscription separating the two muscular segments, which thus become a single digastric

muscle ( $D_6 + V_6$ ), the Digastricus pharyngis of GÖPPERT. This muscle, whether representing the ventral segment alone, or with the addition of the dorsal element, lies ventral to the larynx, and occasionally (*Siren*) becomes secondarily attached to some of the respiratory cartilages. Its former name, Hyo-trachealis, expressed thus only an occasional relationship. It is probably absent in the Anura, as the muscle generally referred to it (*Verengerer des Aditus laryngis* HENLE; *Hyo-laryngeus* GÖPPERT) proves to be a derivative of the intrinsic ring ( $V_7$ ) [vide infra].

#### 7<sup>th</sup> visceral arch (5<sup>th</sup> branchial or laryngeal).

The muscles of this segment are the only ones which properly belong to the larynx. Their derivatives are as follows:

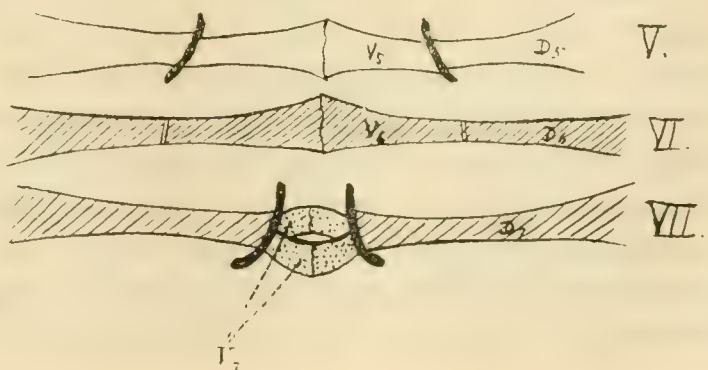
**Dorsal segment:** This forms the **extrinsic system**, with the occasional addition of the muscles of the previous arch whenever they become attached to the respiratory cartilages. It is variously known as Dorso-trachealis or Dorso-laryngis, in accordance with its variant mode of insertion; or as the Dilatator aditus laryngis, referring to its action. It always acts as a separator of the respiratory cartilages and thus serves to enlarge the orifice for the passage of air. In many Anura it is separated into two muscles by the growth of the thyroid processes of the hyoid.

**Ventral segment:** This is always found in close association with the arytaenoids and forms the **intrinsic system**. It becomes separated into dorsal and ventral portions by the growth and flattening out of the arytaenoid cartilages (*Necturus*) and shapes itself into a ring composed thus of four quarters, two dorsal and two ventral Laryngei (GÖPPERT). This ring becomes variously modified, especially in the Anura.

The diagram here given expresses the above relations in graphic form.

Fig. D.

Diagram of the muscles connected with the respiratory apparatus (compare Fig. A). The muscles shaded by diagonal lines are **extrinsic**, the muscles dotted, **intrinsic**. The muscles left white do not participate in respiration.



If we turn now to the figures of Urodeles given in the plates, we may compare them as follows.

b) Extrinsic system.

As original elements we have here  $V_6$ , augmented by  $D_6$  in cases of suppression of the 4<sup>th</sup> branchial arch, and  $D_7$ . As these elements become so variously modified in both form and function, it seems impossible to suggest terms which may be used throughout. I propose, therefore, to employ so far as possible the terms already in use, relying for suggestions of homology upon the symbols employed in the diagrams. These will be used as letters of reference attached to the figures, and will be appended in parenthesis to the names of muscles whenever ambiguity is possible. For the extrinsic muscles of Urodeles, I shall employ the following terms:

Name	Authority	Equivalent	Synonyms
Hyo-pharyngeus	GÖPPERT	$V_6$	Hyo-trachealis
Digastricus pharyngis	GÖPPERT	$V_6 + D_6$	Hyo-trachealis
Dorso-trachealis	HENLE	$D_7$	Dorso-pharyngeus
Dorso-laryngeus	HENLE	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Anterior} \\ \text{edge of } D_7 \end{array} \right.$	Dilatator laryngis

Of the above terms the only one likely to cause confusion is Hyo-pharyngeus. It must be borne in mind that it is not the complete equivalent of the broad pharyngeal sheet of the *Proteidae* ( $V_5 + V_6$ ), but of its posterior portion only ( $V_6$ ). If confined in its use to the other Urodeles, it can cause no confusion, as in these only one of the Pharyngo-branchiales comes to development ( $V_6$ ).

Hyo-pharyngeus ( $V_6$ ). As pointed out by GÖPPERT, this muscle in its normal relationship is pharyngeal and not respiratory, its connection with the larynx and trachea being occasional and then mainly one of contact alone. Its usual position is that seen in *Necturus* (Fig. 8  $V_6$ ), where it spreads out as a sheet on the cardiac side of the larynx, appearing as a supporting back-ground to that organ when viewed from the pharyngeal aspect. This typical position is seen in *Menopoma* (Fig. 23) and in *Amphiuma* (Fig. 15), where it is, however, reduced to a narrow strip. In *Siredon* it is wider and more primitive and covers the larynx in a ventral view (Fig. 22). Its position in *Siren* (Fig. 13) is unique, lying here pharyngeal to the

Dorso-trachealis ( $D_7$ ) and inserted directly in the tracheal cartilages. It is undoubtedly its condition in this form which has suggested its name "Hyo-trachealis". In the *Salamandridae*, through the failure of the 4<sup>th</sup> branchial arch, it becomes augmented by Levator arcus IV, the combined muscle being known as the Digastricus pharyngis.

This lies as a broad band on the cardiac side of the larynx (Figs. 27 and 28, *Triton*) in close proximity to the Dorso-laryngeus ( $D_7$ ). Regarding the origin of this muscle, the simple Hyo-pharyngeus always arises from the 4<sup>th</sup> epibranchial (*Siren*, *Siredon*, *Menopoma*). In *Amphiuma* the muscle is double in origin, an anterior slip arising from the epibranchial itself and a somewhat larger posterior slip arising from a ligament extending backwards from the dorsal tip of the cartilage, and becoming continuous with the fascia of the trunk muscles. As Digastricus pharyngis, the double muscle normally arises from the dorsal integument, as in the case of the other Levatores arcuum (*Necturus*, *Proteus*) but in *Triton* (and probably in the other Salamanders) both this muscle and the Dorso-laryngeus form long attenuated bands and insert nearly together into the skull beneath the posterior margin of the Digastricus maxillae (Fig. 30), the Dorso-laryngeus passing underneath the other, and inserting a little lower down.

Dorso-trachealis, Dorso-laryngeus ( $D_7$ ). We see this muscle in its most primitive condition in *Necturus* (Fig. 8) arising from the dorsal fascia in the same series as the other Levatores arcuum and spreading out its insertion over the laryngeal cartilages and the walls of the trachea; just below the larynx a few of its fibres meet in the median line (Fig. 24).

The muscle lies pharyngeal to the hyo-pharyngeal muscle ( $V_6$ ) and overlaps it by its anterior edge.

*Proteus* shows two points of difference. In the first place the Hyo-pharyngeus (= Pharyngo-branchialis<sub>4</sub> =  $V_6$ ) is very much more extensive and underlies the entire larynx and trachea (Fig. 9) and secondly, by the extension of the posterior processes of the Cartilago lateralis down the sides of the trachea, the insertion of the Dorso-laryngo-trachealis (as the muscle may here be designated) becomes more definite, and there is no meeting of the fibres in the median line. In *Siren* and *Menopoma* this muscle becomes differentiated into a Dorso-laryngeus, a narrow band formed by the separation of a few of the anterior fibres, and a Dorso-trachealis

which spreads out fan-like over the lateral walls of the trachea<sup>1</sup>). Its reversed position relative to the Hyo-pharyngeus, which occurs in *Siren*, has already been pointed out. In *Menopoma* the Dorso-trachealis forms a wide band arising almost from the mid-dorsal line. This band runs beneath the ligament of origin for a portion of the Hyo-pharyngeus, and is inserted into the upper part of the trachea, in the region of the small and irregular nodules of cartilages referred to in Part I (Figs. 15 and 16). The anterior fibres of this muscle form a narrow band which runs up to the arytaenoids in which it becomes inserted. In *Siredon*, Dorso-laryngeus appears entirely distinct from Dorso-trachealis, and runs beneath the latter muscle (Fig. 22). The condition in *Triton* may be possibly a modification of this, in which the Dorso-trachealis is entirely suppressed. Here a delicate band, arising from the skull near the origin of the Digastricus pharyngis, becomes inserted into a lateral knob on the arytaenoid cartilage (Figs. 27—30). This is evidently a Dorso-laryngeus, but whether it has resulted from a loss of the tracheal portion, or from a fusion of both, cannot now be determined.

#### c) Intrinsic system.

This consists of the Laryngei (GÖPPERT) represented in the *Proteidae* by two pairs of fan-shaped muscles lying upon either side of the Cartilago lateralis and distinguished as dorsal and ventral. The question of the origin of these has been discussed previously, and can be fully decided only by embryological investigation.

In the other Ichthyoid Urodeles (*Siren*, *Menopoma* etc.) the Laryngei arrange themselves more in the form of a ring, divided into four quadrants, laterally by the arytaenoid cartilages and medially by raphés. This symmetrical disposition of the ring and the position of the cartilages led me to suggest the theory presented in my paper of 1891 on *Siren lacertina* (No. 11), a theory which I abandoned for the present one in 1892 (No. 12).

The *Salamandridae* possess a muscular laryngeal ring apparently similar to that shown in the lower forms, but lying in a different plane. Here the ring has rotated in such a way that the cardiac or

1) The "Depressor laryngis", a muscle described in my paper on *Siren* is a portion of the Dorso-trachealis continued across the ventral side of the trachea. The fibres from the two sides do not interlace, but one layer overlaps the other.

ventral half is directed anteriorly and the pharyngeal (dorsal) half posteriorly. This rotation corresponds in direction to that observed in the more specialized Anura, but an important difference to be observed is that here the rotation affects the musculature alone, while in the Anura the cartilages take the initiative in the movement, the muscles being affected only in so far as they are connected with the cartilages. According to GÖPPERT the laryngeal ring of the *Salamandridae* is a secondary formation and does not correspond to the original Laryngei, but is composed of circular fibres derived from these. To this element he has given the name "Sphincter laryngis". The process by which this change occurs is well outlined by him, and seems to consist of a growth or modification of the Laryngei rather than the formation of a new muscle. In *Siren*, however, or even in *Necturus*, the first and last sections of a transverse series show continuous fibres, of a lenticular or circular outline, entirely enclosing the arytaenoids and acting as a sphincter (see sections of *Siren* in No. 11) and on the other hand a section through the larynx of an adult *Triton*, taken higher up than in GÖPPERT's fig. 5 (No. 6), as, for example, in fig. 6 of the same article, will show as complete an interruption of the ring laterally as in the case of the lower forms.

In fig. 6 the fragment interpreted by GÖPPERT as the disappearing rudiment of the Laryngeus dorsalis may be merely a portion of the ring muscle, cut in this way because of the obliquity of the plane of the ring to the plane of section. On these accounts and others presented farther on v. sub *Dactylethra*. I hardly feel like considering the sphincter as more than a modification of the original Laryngei, and of thus considering the laryngeal ring of *Triton* as essentially different from that of *Siren* or of *Necturus*.

### 3. The laryngeal muscles of the Anura.

#### a) The laryngeal muscles in *Rana*; their development and adult anatomy.

There appear to be no Anura which in their adult anatomy, present transitional forms from Urodeles, but on the other hand in proportion as the Anuran type is distinct, it is also uniform. I have taken *Rana clamitans* as the type for the Anuran laryngeal anatomy, and have augmented the study of the adult form by sets of serial sections taken from various larval stages.

Frog tadpoles attain nearly their full size before their limbs

appear externally. The fore-limbs are first in development but are hidden beneath the larval skin until the hind-limbs have attained considerable size. The fore-limbs make their appearance externally by breaking through the larval skin which then fits for a time about the shoulders as the arm-holes of a vest about the arm. It is at this period that the tail begins to absorb, and the adult form is rapidly reached through gradual reduction of the tail, growth of the limbs, and modification of the shape of head and body. My investigations of the development of the larynx have extended through all these periods, beginning at full-grown tadpoles with rudiments of hind-limb, and concluding with well-formed frogs bearing a caudal stump of 2—3 mm. At this stage the larynx is practically in the adult condition.

At the first stage investigated (tadpoles with rudiments of hind-limbs), there exists a single pair of laryngeal cartilages, the arytaenoids, surrounded by a complete ring-muscle, the *Sphincter laryngis* of GÖPPERT, traversed by median dorsal and ventral raphés.

The plane of this ring is somewhat elevated ventrally as in *Triton*. In addition to this a pair of narrow band like muscles come transversely across the neck from the dorsal region and are inserted by tendons into the arytaenoids, near their tips, the tendons passing entirely above (anterior to) the ring. By a comparison with *Urodeles*, this stage is seen to strikingly resemble *Triton*, the sphincter being similar, and the long transverse muscle identical with the *Dorsolaryngeus* ( $D_7$ ); a *Digastricus pharyngis* ( $D_6 + V_6$ ), or any muscular element corresponding to the 6<sup>th</sup> visceral arch, appears to fail<sup>1</sup>).

The diagram of the 7<sup>th</sup> visceral arch and its muscles, in the lower part of Fig. D, would serve to represent this condition. There are thus in the larval frog-larynx, two primary elements from which all the adult laryngeal muscles are derived, the ring ( $V_7$ ) and the transverse band ( $D_7$ ). These elements may be taken in order, and their derivatives given.

1) It is probable that this element may appear in a younger stage and afterwards disappear. GÖPPERT indeed describes a "*Hyo-pharyngeus*" ( $V_6$ ) in a larva of 11 mm but his conclusion that it gives rise to the "*Hyo-pharyngeus*" of the adult (= *Constrictor aditus laryngis*) is certainly erroneous, since this latter muscle is a direct derivative of the laryngeal ring (*V. infra*).

### α) The transverse band.

This element is clearly the Dorso-branchialis<sub>5</sub> ( $D_7$ ) of the diagram (see Fig. A). During development it remains in its simple condition until the thyroid process of the hyoid complex, by its downward growth, comes in contact with it. This separates the muscle into two portions of which the inner segment alone remains a laryngeal muscle, the Dilatator aditus laryngis ( $t$ ), described by HENLE as the "Oeffner des Stimmladeneinganges". The outer portion becomes the 4<sup>th</sup> Petro-hyoid, which always occurs in close connection with the former (Fig. 31). After the formation of the cartilaginous annulus, the upward growth of the anterior pharyngeal processes, coming in contact with the lower surface of the Dilatator, cause a separation of a few of its lower fibres, which differentiate as a pair of accessory slips, seen in Fig. 32 ( $t'$  and  $t''$ ).

Of these two secondary slips GÖPPERT has described the inner one, extending between the anterior pharyngeal process and the arytaenoid, but has overlooked the outer one. Of the first he has suggested its secondary connection with the "cricoid". "Ferner sehen wir, dass der Dilatator auf seinem Wege zum Arytänoidrand unmittelbar an dem sogenannten Cricoid vorbeizieht, und beobachten, dass bereits ein ziemlich beträchtlicher Theil von Muskelfasern am Cricoid Ursprung genommen hat. Bei Larven vor der Metamorphose — es wurde ein Exemplar mit vier Beinen und langem Schwanz daraufhin untersucht — fehlte dieser Cricoidursprung noch gänzlich". In other forms besides *Rana*, where the anterior pharyngeal processes are not as prominent, the differentiation of these slips does not seem to occur.

### β) The Sphincter and its derivatives.

This ring is composed of the elements figured in the diagrams (Figs. A and D) as  $V_7$  and all the other muscles found in the adult frog larynx may be derived from it. They are thus intrinsic in origin, in distinction from the elements derived from the transverse band ( $D_7$ ) although this distinction does not hold in the adult condition of the Anura. The earliest muscular element to differentiate from this ring, appears in the region of the anterior (ventral) raphé. This consists of a pair of bundles, at first completely continuous with the ring, the free ends of which extend outwards and downwards, giving the muscle the shape of an inverted-U. In a late larval stage

this muscle attaches to the inner edges of the two thyroid processes, which thus serve the new muscle as points of origin.

The muscle also loses its connection medially with the rest of the ring, retaining however a bit of the raphé in the form of a median tendon, loosely attached to the edges of the underlying arytaenoid cartilages. In *Acris* and *Chorophilus* this connection is never lost, but the two muscles remain continuous in the adult state (Figs. 51 and 54). In *Rana temporaria*, the cartilages of which do not effect the usual rotation, this muscle retains its larval position, but in the other species of this genus it descends with the apex of the cartilage and stretches across the anterior third of the pharyngeal side (Fig. 31).

This muscle is called by HENLE the "Verengerer des Aditus laryngis", which name it will be well to partially retain as Constrictor laryngis (cs), bearing in mind its origin from the muscular ring.

Soon after the "Anlage" of this muscle has appeared about the ventral raphé, a new moment is introduced by the gradual growth of the annulus and the formation of the anterior cardiac processes. These, pressing upon the ring-muscle from beneath, separate its lower fibres in the same manner by which the secondary slips of the Dilator become separated. These divide the deeper portion of the ring into the four quadrants shown in Fig. 34, and called by GÖPPERT the Sphincter posterior. The more superficial fibres do not become thus involved and form on the pharyngeal (dorsal) half of the ring a pair of band-like muscles, which secondarily attach to the thyroid processes of the hyoid. These form the Sphincter anterior of GÖPPERT and the Compressor laryngis of HENLE (Figs. 32 and 33). They are the counterpart of the Constrictor aditus laryngis of the ventral side, the latter being derived from the ventral half-ring (Peri-arytaenoideus ventralis of my former paper) and the other from the dorsal half-ring (= Peri-arytaenoideus dorsalis). In the majority of forms, the anterior pharyngeal processes do not protrude far enough to involve any portion of the ring, which then develops entirely into the Constrictor dorsally and the Compressor ventrally (*Bufo*, Fig. 42).

#### b) Nomenclature of laryngeal muscles.

It is a well-nigh impossible task to select names, either from the many already proposed, or by framing new ones, which are capable

of general application to all the varying forms of the Anura, and which may agree both with the morphological significance and the physiological function. With consideration of the difficulties in the way I may suggest the following:

1. Derivatives of Dorso-branchialis<sub>5</sub> ( $D_7$ )
  - a. Petro-hyoideus<sub>4</sub> (ECKER)  $P.h_4$
  - b. Dilatator aditus laryngis (HENLE)  $t$   
     including the two slips differentiated  $\left\{ \begin{matrix} t' \\ t'' \end{matrix} \right.$   
     from this
2. Derivatives of the laryngeal ring.
  - a. Sphincter laryngis (GÖPPERT)  $S$   
     This name is to be used whenever the primitive ring or a portion of it remains.  
     In case its division into quadrants, the parts may be referred to as Pars dorsalis ( $S.d$ ) and Pars ventralis ( $S.v$ ).
  - b. Constrictor laryngis (HENLE)  $Cs$   
     The muscle which differentiates from the ventral half of the original Sphincter. This appears always to contract the space enclosing the larynx, perhaps by approximating the thyroid processes (ECKER).
  - c. Compressor laryngis (HENLE)  $Cp$   
     The counterpart of the preceding, differentiated from the dorsal half of the Spincter.

c) Comparison of different Anuran forms.

The Dilatator aditus laryngis is the most constant of all the Anuran laryngeal muscles, and shows the least variation. In *Rana* (Fig. 31) it is a thick band, slightly curved, arising from the cartilaginous distal end of the thyroid process, and inserted into the inner edge of the arytaenoids. In *Bufo* it is somewhat separated at its origin into two slips, owing to the singular development of the Hyo-glossus, which is, at its origin, reflected around the thyroid process. In the *Hylidae* it is excessively wide, sometimes even wider than long (Fig. 52, *Chorophilus* and Fig. 56, *Hylodes*), and is apt to become fan-shaped. In the aberrant *Bombinator* (Figs. 45—47) it is perfectly normal in origin and insertion, although it is reduced to a narrow ribbon. In *Dactylethra* there seems to be a complex muscle mass arising from different portions of the hyo-laryngeal resonance box (Fig. 58) but I am unable to give particulars concerning this, as my only material consists of a series of sketches drawn from a specimen dissected several years before. The most anterior of these elements ( $t$  in Fig. 61) appears closely to resemble the Dilatator of

other forms, and is the only one inserted into the arytaenoid region. It arises from the inner side of the osseous portion of the thyroid process and converges to its insertion by a tendon in the region of the rudimentary arytaenoids. It is probable that *Dactylethra* resembles *Pipa* in its laryngeal muscles, the various elements just described corresponding to the complicated Dilatator carefully described by GRÖNBERG (No. 8). Lack of material must however leave this point at present undecided, and it is probable that no definite homologies can be established in this particular between the Aglossa and the other Anura, until the subject receives careful consideration from the side of the development.

The remaining muscles of the Anuran larynx can undoubtedly be referred to the differentiation of the Sphincter laryngis, yet the course of this differentiation is not to be obtained absolutely from the consideration of adult forms and we cannot be certain of the homologies in all cases until the embryology of the larynx is studied in each Anuran family. The complex development in *Rana* which has resulted in the formation of seven pairs of muscles, has been already subject to consideration.

Of these seven pairs it will be remembered that four owe their origin to the development of the anterior pharyngeal processes of the annulus, viz: the dorsal and ventral portions of the sphincter, and the two accessory portions of the Dilatator. If we imagine a form that does not develop these processes, we will see that the entire ventral half of the original Sphincter will be included in the Constrictor, and the entire dorsal half will become the Compressor. The little accessory bundles of the Dilatator will not develop. This condition is exactly realized in *Bufo*, the cause of which is evident (Fig. 42).

*Alytes obstetricans* admits of only an unsatisfactory explanation. The Dilatator (Fig. 36) is normal. The muscle below this, upon the pharyngeal side, meeting in the median line suggests the Constrictor of *Bufo* and *Rana*, but on following it around, we find that it is not attached to the thyroid process, but continues around the larynx upon the cardiac side, nearly completing the circle. It may thus represent more than the pharyngeal half of the Sphincter, or perhaps the entire ring. This leaves unexplained a pair of muscles upon the cardiac side. For this my only explanation at present is that it seems to represent the Constrictor, although its extreme cardiac position is unusual.

It may be that here rather less than half of the original spincter has formed this muscle, and that consequently more than half is left for the remaining muscle, which thus represents an element midway between the complete Sphincter and the pharyngeal Compressor.

I am uncertain concerning this, and wait for the decision to be obtained from its development.

Among the *Hylidae*, *Chorophilus* (Figs. 52—54) and *Hylodes* (Fig. 56) present curiously primitive characteristics which may help to explain the great complexity found among some of the other members of the family. If we remove from *Chorophilus* the huge layer which represents the Dilatator, there remains a simple muscular slip from which anteriorly a delicate slip extends to near the distal end of the thyroid process. The ring is plainly the Sphincter and the slip the partially differentiated Constrictor, representing a stage in the ontogeny of *Rana* and furnishing thus a beautiful anatomical corroboration of the conclusions obtained from the development of *Rana* concerning the origin of the Constrictor. Fig. 54 represents this isolated from the rest. In no place does the Sphincter seem directly attached to the arytaenoid cartilages but the dorsal and ventral raphés have broadened out into tendons in which pairs of sesamoid cartilages have developed. In *Chorophilus* I have proved by a transverse series of sections through the larynx of both sexes that the connection between the Sphincter and the slip representing the Constrictor is one of complete continuity. In the female *Chorophilus* (Fig. 53) the muscular relations are the same as in the male, but excessively small. The laryngeal anatomy of *Acris gryllus* (Fig. 51) stands intermediate between *Chorophilus* and *Hyla*, and by means of this we are able to suggest homologies which would be otherwise very obscure.

Upon removing the Dilatator we may distinguish the ring-like Sphincter and the slip-like Constrictor, still closely connected anteriorly, and differing from the same parts in *Chorophilus* mainly in their relative proportions, the Constrictor having gained in size and the ring being much attenuated. This attenuation of the ring receives a possible explanation in the presence of a new muscle outside of the ring possessing below a large fleshy belly, and extending anteriorly into a long and very narrow tendon. It is probable that this has separated from the Sphincter much as in the case of the Compressor laryngis of *Rana* and *Bufo*. That this is not the Compressor, however, is sufficiently proven by the fact that in *Hyla* (Figs. 48 and 49) this muscle exists side by side with a typical Compressor. We must con-

sider then, that here is introduced an entirely new muscular element, characterised by an extremely long tendon.

It arises in *Hyla* as a separate pair, each element from the posterior inner angle of the arytaenoids, but in *Acris* the two elements of the pair are united at their origin and superficially attached to the arytaenoids. In both cases the muscles expand into fusiform bellies, and are continued as narrow tendons up over the convex surfaces of the arytaenoids and are inserted into the anterior inner angles of the same cartilages.

By considering their origin and insertion their action may be readily seen to result in lessening the curvature of the arytaenoid cartilages, and, by increasing the distance between their anterior and posterior terminations, to render tense the vocal chords which are stretched between them.

The action may be conceived of as being the same as that which would be produced by bending back a supple tortoise shell, equipped with strings stretched across its concave surface, after the manner of a primitive lyre. The muscle may thus be termed the Tensor chordarum (*ts*), referring to its physiological action. After this consideration of *Acris*, we have no difficulty in understanding the two figures of *Hyla* (Figs. 48—49). Dilator and Constrictor appear as in *Rana*, the latter being relieved of its connection with the Sphincter, by the complete disappearance of the latter as such<sup>1</sup>). This has plainly been converted into the muscle called here the Constrictor laryngis and partially homologous at least with the muscle of the same name previously figured. Its insertion here into a wide aponeurotic tendon, which is free from the arytaenoids, but inserted itself by two delicate tendons into the body of the annulus, is unique (Fig. 49).

*Bombinator*, aberrant in every particular, seems to possess a simple Sphincter, into whose raphés have grown the wide ventral and dorsal piece of the annulus which assist in forming the resonance box already described. The muscles thus become a layer of transverse fibres, filling in the deep lateral notches of the resonance box and completing its walls (Figs. 46 and 47). The sphincter in *Dacty-*

---

1) This muscle contains a sesamoid, evidently a fused pair, in its median tendon (see Fig. 50). This is plainly the same element seen in *Chorophilus* where the Constrictor has not separated from the Sphincter. Thus the raphé in the middle of the Constrictor is shown to be the raphé of the original Sphincter, and furnishes a farther proof of the identity of the Constrictor laryngis, with a portion of the laryngeal ring.

*lethra* (Fig. 61) appears very simple, divided into four quarters by median and lateral raphés. The lateral raphés appear to be connected with the method of insertion of the Dilatator, and suggests again the problem mentioned in the consideration of *Triton*, as to the reality of the Sphincter laryngis of GÖPPERT, as an element distinct from the Laryngei. Whether the condition of these muscles in *Pipa* resembles that of *Dactylethra* I cannot say, as GRÖNBERG's description is insufficient to determine. Farther investigation of this point is much to be desired.

#### 4. Summary of Part II.

1. The Pharyngo-branchial musculature of the Amphibia may be reduced to a simple series, corresponding to the visceral arches and consisting each of a dorsal and a ventral segment.

2. The laryngeal musculature of the Urodela is derived from elements of the last two visceral arches, the extrinsic elements being furnished by the muscles of the 6<sup>th</sup> arch ( $D_6$  and  $V_6$ ) and the dorsal segment of the 7<sup>th</sup> arch ( $D_7$ ); and the intrinsic elements derived from the ventral segment of the 7<sup>th</sup> arch ( $V_7$ ).

3. In the Anura the elements of the 6<sup>th</sup> arch disappear, and the entire musculature is furnished by the elements of the 7<sup>th</sup> arch, the extrinsic from the dorsal segment, and the intrinsic from the ventral.

4. The elements of the 6<sup>th</sup> visceral arch possess only an occasional relationship to the parts of the larynx and may consist of the ventral segment alone, in cases where the 4<sup>th</sup> gill-arch is developed, or of both dorsal and ventral segments separated by a tendinous rudiment of the gill-arch, in which case the muscle is known as the *Digastricus pharyngis* (GÖPPERT).

5a. The dorsal segment of the 7<sup>th</sup> visceral arch forms the real extrinsic laryngeal muscle, and is partly or wholly designated as either *Dorso-trachealis* or *Dorso-laryngeus*, according to its place of insertion. In the Anura this element is divided by the thyroid process of the hyoid complex into a dorsal portion, the posterior *Petro-hyoideus*, and a ventral portion, the *Dilatator laryngis*.

b) The ventral segment of this arch forms the intrinsic laryngeal system, and consists primarily of two pairs of Laryngei, which may secondarily form a ring about the orifice of the glottis, termed the *Sphincter laryngis*. Although by the re-

searches of GÖPPERT, this has been shown to be formed in many larval Urodeles indirectly from the original Laryngei, the existence of such transition forms as *Siren*, *Triton*, *Dactylethra* etc. where there are lateral interruptions of greater or less extent, renders the recognition of this element as a different muscle somewhat doubtful.

c) In the most of the Anura this ring undergoes great modification, and gives rise to various muscles, the most constant of which are the Constrictor laryngis, differentiated from its anterior (cardiac) side, and the Compressor laryngis, from its posterior (pharyngeal) side. Other bundles are separated by the growth of surrounding parts, or for the purpose of assisting in the production of special sounds.

---

It seems, in conclusion, that the great amount of variation shown by these few laryngeal elements among the different Amphibia suggests a line of research in the field of physiological physics which may reward careful study. The amount of variation in the shape of arytaenoids, the shape and position of the vocal chords and variations in the muscles controlling them, the occurrence of sesamoid and other accessory cartilages, the formation of resonance boxes etc. are all moments of interest, the connection between which and the voice produced are, so far as I know, almost unknown. I close this paper with the hope that it may stimulate investigation in this direction.

Smith College, Northampton, Mass.,  
June 1895.

### Bibliography.

- 1) CAMERANO, L., Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni, Torino 1894.
  - 2) DUBOIS, E., Zur Morphologie des Larynx, in: Anat. Anz., V. 1, No. 7 u. 9, 1886.
  - 3) ECKER u. WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches, Braunschweig 1864—1883, 3 Thle.
  - 4) GAUPP, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels. II. Das Hyobranchial-Skelet der Anuren und seine Umwandlung, in: Morph. Arbeiten, SCHWALBE, V. 3, Heft 3.
  - 5) GEGENBAUR, C., Die Epiglottis. Vergl. anat. Studie, Leipzig 1892.
  - 6) GÖPPERT, E., Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 22, Heft 1, Nov. 1894.
  - 7) — — Ueber die Herkunft des WRISBERG'schen Knorpels, *ibid.*, V. 21, Heft 1.
  - 8) GRÖNBERG, G., Zur Anatomie der *Pipa americana*, in: Zool. Jahrb., V. 7, Abth. Anat., Heft 4, 1894.
  - 9) HENLE, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfes, Leipzig 1839.
  - 10) KÖLLIKER, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Leipzig 1889.
  - 11) WILDER, H. H., A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*, in: Zool. Jahrb., V. 4, Abth. Anat.
  - 12) — — Studies in the phylogenesis of the larynx, in: Anat. Anz., V. 7, No. 18, 1892.
  - 13) — — Lungenlose Salamandriden, *ibid.*, V. 9, No. 7.
-

## Description of the Figures.

### Abbreviations.

Cartilages.	<i>dig. ph.</i> Digastricus pharyngis (= $D_6 + V_6$ ).
<i>A.</i> Arytaenoids.	<i>d. l.</i> Dorso-laryngeus.
<i>N.</i> Annulus.	<i>d. tr.</i> Dorso-trachealis.
<i>T.</i> Tracheal elements.	<i>lg. d.</i> Laryngeus dorsalis.
<i>S.</i> Apical cartilages (cartilages of SANTORINI).	<i>lg. v.</i> Laryngeus ventralis.
<i>Ss.</i> Sesamoid cartilages.	<i>Sf.</i> Sphincter laryngis.
<i>A.A.</i> Accessory arytaenoids.	<i>Sf. d.</i> Sphincter dorsalis.
<i>Lat.</i> Lateral cartilages (= $A + T$ ).	<i>Sf. v.</i> Sphincter ventralis.
<i>ph. m.</i> Middle pharyngeal process.	<i>Cs.</i> Constrictor laryngis.
<i>ph. a.</i> Anterior pharyngeal process.	<i>Cp.</i> Compressor laryngis.
<i>bro.</i> Bronchial processes.	<i>t.</i> Dilatator laryngis.
<i>c.</i> Cardiac processes.	<i>t. t'.</i> Accessory slips of the pre- ceding.
<i>thy.</i> Thyroid processes (of the hyoid).	<i>ts.</i> Tensor chordarum.
<i>I—IV.</i> Gill arches.	
<i>(IV)</i> Rudiment of 4 <sup>th</sup> arch.	
	Other parts.
Muscles.	<i>R. r. v.</i> Ramus recurrens Vagi.
<i>l. a. 1—4</i> Levatores arcuum I—IV.	* Ligament prolonging lateral car- tilage ( <i>Necturus</i> ).
<i>Pet. 1—4</i> Petro-hyoidei I—IV.	† Ligament from ends of gill arches in <i>Amphiuma</i> used for attachment of muscles.
<i>Hyo gl.</i> Hyo-glossus.	<i>ch. voc.</i> Vocal chords.
<i>dig. md.</i> Digastricus mandibularis.	
<i>c. arc. br.</i> Constrictor arcuum bran- chiarum.	
<i>hy. ph.</i> Hyo-pharyngeus (= $V_6$ ).	

### Plate 19.

Figs. 1—7. *Necturus lateralis*. Laryngeal cartilages showing individual variation and changes during growth.

Fig. 1. Total length of animal 17,5 cm.

Fig. 2. 19,0 cm.

Fig. 3. 20,0 "

Fig. 4. 22,0 "

Fig. 5. 29,0 "

Fig. 6. 30,5 "

Fig. 7. 34,0 "

Fig. 8. *Necturus lateralis*. Pharyngeal aspect of branchial arches and larynx. The head and neck have been dissected away from above; their dorsal integument has been retained and pinned back to show the origin of the muscles. Lettering as in diagram.

Fig. 9. *Proteus anguineus*. Pharyngeal view of larynx.

Fig. 10. *Proteus anguineus*. Cardiac view of larynx. The sheet of muscles dissected off.

Figs. 11 and 12. *Proteus anguineus*. Laryngeal cartilages of two individuals, showing variation.

Fig. 13. *Siren lacertina*. Pharyngeal view of larynx and trachea.

Fig. 14. *Siren lacertina*. Cardiac view of larynx and trachea.

Fig. 15. *Amphiuma tridactylum*. Branchial arches, larynx and trachea. Ventral (cardiac) view.

Fig. 16. *Amphiuma tridactylum*. Lateral view of body in hyoid region, showing the origin of the extrinsic laryngeal muscles.

Fig. 17. *Amphiuma tridactylum*. Lower half of tracheal cartilages from the same specimen as in Fig. 15, but from the pharyngeal side.

Fig. 18. *Amphiuma tridactylum*. A portion of one of the lateral tracheal pieces flattened out and drawn in detail, showing lack of continuity. Same specimen as Figs. 15 and 17.

Fig. 19. *Amphiuma tridactylum*. Detail of larynx and upper end of trachea of same specimen as above, showing separate tracheal elements.

Fig. 20. *Amphiuma tridactylum*. Detail from section taken from the lateral wall of trachea in the region represented by the middle portion of Fig. 19.

Fig. 21. *Amphiuma tridactylum*. Portion similar last, more highly magnified, showing degeneration of cartilage between the hyaline portions.

Fig. 22. *Siredon pisciformis*. Cardiac view of larynx. Upon the right the layer of muscles has been removed.

Fig. 23. *Menopoma allegheniense*. Pharyngeal view of larynx and trachea.

Fig. 24. *Necturus lateralis*. Larynx in detail. Pharyngeal side.

Fig. 25. *Salamandra maculosa*. Lower end of lateral tracheal piece, flattened out and drawn in detail to show lack of continuity.

Fig. 26. *Amblystoma* sp.? Respiratory cartilages.

#### Plate 20.

Fig. 27. *Triton alpestris*. Larynx. Pharyngeal aspect.

Fig. 28. *Triton alpestris*. Larynx. Cardiac aspect.

Fig. 29. *Triton alpestris*. Arytaenoids isolated.

Fig. 30. *Triton alpestris*. Dissection of hyoid and mandibular region, showing origin of the extrinsic laryngeal muscles.

Figs. 31—34. *Rana clamitans*. Larynx from the pharyngeal side. The successive figures show the gradual removal of muscles.

Fig. 35. *Rana clamitans*. Cardiac view of larynx.

Fig. 36. *Alytes obstetricans*. Larynx, pharyngeal aspect.

Fig. 37. *Alytes obstetricans*. Larynx, cardiac aspect.

Fig. 38. *Rana temporaria*. Pharyngeal aspect of laryngeal cartilages.

Fig. 39. *Rana temporaria*. Cardiac aspect of laryngeal cartilages.

Fig. 40. *Rana temporaria*. Lateral view of laryngeal cartilages.

Fig. 41. *Rana temporaria*. An arytaenoid from the interior, showing the vocal membrane.

Fig. 42. *Bufo lentiginosus*, var. *americana*. Pharyngeal aspect of larynx.

Fig. 43. *Bufo lentiginosus*, var. *americana*. Cardiac aspect of larynx.

#### Plate 21.

Fig. 44. *Rana esculenta*. Cardiac view of the laryngeal cartilages.

Fig. 45. *Bombinator igneus*. Ventral view of hyoid apparatus and larynx (male).

Fig. 46. *Bombinator igneus*. Larynx of male. Pharyngeal aspect.

Fig. 47. *Bombinator igneus*. Larynx of female. Pharyngeal aspect.

Fig. 48. *Hyla versicolor*. Larynx of male. Pharyngeal aspect. Superficial layers of muscles.

Fig. 49. *Hyla versicolor*. Larynx of male. Pharyngeal aspect, showing deep muscles and cartilages.

Fig. 50. *Hyla versicolor*. Lateral view of laryngeal cartilages (male).

Fig. 51. *Acris gryllus*. Larynx of male, pharyngeal aspect.

Fig. 52. *Chorophilus feriarum*. Larynx of male, pharyngeal aspect.

Fig. 53. *Chorophilus feriarum*. Larynx of female, pharyngeal aspect.

Fig. 54. *Chorophilus feriarum*. Diagram of ring-muscles, with their connections. This shows also the location of the sesamoid cartilages.

Fig. 55. *Chorophilus feriarum*. Transverse section of male larynx, showing vocal cords and the accessory arytaenoids.

Fig. 56. *Hylodes pickeringii*. Pharyngeal aspect of male larynx.

Fig. 57. *Hylodes pickeringii*. Annulus from the cardiac aspect.

Fig. 58. *Dactylethra capensis*. Pharyngeal view of hyo-laryngeal apparatus.

Fig. 59. *Dactylethra capensis*. Cardiac view of hyo-laryngeal apparatus.

Fig. 60. *Dactylethra capensis*. Central portion of Fig. 59, with membrane removed.

Fig. 61. *Dactylethra capensis*. Pharyngeal view of laryngeal cartilages and the intrinsic muscles.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida.

An Account of the development and degeneration of ganglion-cells  
and nerve-fibres.

By

**John Beard, D. Sc.,**

University Lecturer in Comparative Embryology and in Vertebrate  
Zoology, University of Edinburgh.

## Part I. *Raja batis*.

With Plates 22—29.

### Contents.

Introduction.

Historical.

Prefatory remarks on observations.

Description of the transient nervous apparatus in a progressive  
series of *Raja* embryos.

A. The development etc. of the apparatus.

1. Embryos of 5—11 mm.

2. " " 12—13 "

3. " " 17—20 "

4. " " 21—25 "

5. " " 33—37 "

6. " " 42—45 "

7. " " 53—60 "

8. Embryo " 71 mm — critical stage.

B. The degeneration of the transient nervous apparatus.

9. Embryo of 8,7 cm.

10. " " 10,5 "

11. " " 12,5 "

12. " " 14 "

13. Embryo of 16 cm.
14.       "       " 19 "
15.       "       a month older.
16. Recently hatched embryos.

General summary of the development of the apparatus, its probable functions, and fate.

1. Comparative development of the apparatus in *R. batis*.
  - a) Development of the ganglion-cells.
  - b) Peripheral ganglion-cells of the transient-system.
  - c) Relations to spinal ganglion-cells.
  - d) Transient nerves of the system.
  - e) Build and comparison of the subepiblastic nerves of the transient system.
  - f) Physiological nature, i. e. functions of the transient system of ganglion-cells and nerves.
2. Degeneration of the transient apparatus.
  - a) The nerves.
  - b) The peripheral ganglion-cells.
  - c) The central cells.

General remarks on the formation of nerve in the transient apparatus of *Raja*.

The degradation of ganglion-cells.

Preliminary remarks on permanent giant ganglion-cells in other forms.

Degenerate condition of the apparatus in *Raja*.

Comparison of the transient nervous system with the permanent one.

Development by substitution of organisms, or antithetic alternation of generations.

Abstract.

Appendices:

- a) Table of sizes, somites etc. of embryos of *R. batis*.
- b) Comparison of *Raja* and *Pristiurus* embryos (after RABL.) as to somites and gill-pouches.

*„And so, from hour to hour, we ripe and ripe,  
And then, from hour to hour, we rot and rot,  
And thereby hangs a tale“ —. SHAKESPEARE.*

The object of the present contribution is to give a somewhat detailed account of the developmental origin, growth, and fate — des Werdens und Vergehens — of a system of ganglion-cells and simple nerves of an evanescent character in the embryological history of one of the lower Vertebrates.

The system arises at a very early stage of the development, making its appearance in close association with what at a later stage is destined to become the central nervous system of the adult Ichthyopsid, it persists for a time in the individual life-history, and, finally, atrophies and dies away.

As will appear in the sequel, this transitory apparatus possesses well-marked morphological characters of its own — characters which negative any suggestion that it might be, like the pronephros of certain Vertebrate embryos, merely a precocious development of some structures appertaining to the permanent nervous system.

At a subsequent stage the morphological nature of this evanescent system would be discussed, and here, by anticipation, the conclusion arrived at may be briefly indicated.

In many animals where two distinct nervous systems of different morphological characters appear in the life-history of the individual the phenomena are in association with a metamorphosis, and here also. An attempt to establish for the Vertebrata the principle of a metamorphosis during the individual development would be something in antagonism with all the tenets of modern embryology. But, if the unadorned facts of development should point in such a direction, only

two courses would be open. Either we might shut our eyes to what lay before them, and still continue to uphold and teach the simple laws established by the researches of a century. Or, knowing the science of embryology to be but something as of yesterday, we might concede, that its laws, as based merely on our experience, were open to revision, and even to repeal.

Of the dogmas of embryology there is one which at the present day takes first and last place, forms the beginning and the end of most embryological doctrine. In a crude form the recapitulation-theory has long held sway, notwithstanding its inability to cope with and explain the mass of embryological fact already gleaned, and gathered withal largely in its behoof.

Explanations of embryological phenomena can only acquire the status of laws when they are such as are applicable to all the facts, the known ones and those also which become the property of the science. When used merely as a working hypothesis, recapitulation has often been of immense service, not so much by reason of any positive results thereby gained in its favour as by stimulating scientific inquiry. As the law of development, in the form given to it by Prof. HAECKEL and others<sup>1</sup>), it may be questioned whether its effect has not been to retard the advance of knowledge. For, if research be undertaken merely to find a series of pictures already guessed at, it is conceivable, nay likely, that in many cases facts which have no bearings on the points had in view, may be ignored as of no value whatever, and thus their importance — and even the most insignificant fact has some — may be lost to the science, at any rate for a time.

Of such facts some few at least of those recorded in the following researches furnish instances in point. Some of them must have met the eyes of various observers at different times during the last twenty years. But, according to the tradition, the development of the Vertebrate nervous system has hitherto seemed to proceed straight

---

1) The so-called "law of Ontogeny" according to which every embryo "climbs its own genealogical tree, seeking its pedigree in the course of its own development". With this hypothetical law the embryological maxim "*omne organum ex organo*", which forms the scientific basis of comparative anatomy and also of an embryology of organs, is not to be confounded.

on in a gradually ascending path, without any turnings, temporary expedients, or retrogressive changes. As a consequence none were looked for and none found. Every observer is under obligations to his predecessors, often even when their results only relate to fields widely separated from his own little plot of ground. And in the present case. The stimulus needed in order that this a priori unproductive research should be pursued to a fitting termination was found in KLEINENBERG's epoch-making researches on Annelidan development<sup>1</sup>). It was his memoir which first gave a prominence, not warranted by their own modest appearance, to the cells outside the developing nervous system, of which the present writing treats. It was his example that furnished the patience necessary for a six years investigation into the characters and history of these apparently insignificant cells.

The, as we now know them to be, transient ganglion-cells were first stumbled across by the present writer in *Lepidosteus*, and the fruits of a preliminary study of their characters and history in this and several other Ichthyopsida were published in a small paper in the Proceedings of the Royal Society, London 1889<sup>2</sup>).

In the same year it was my good fortune to find in *Raja batis* a valuable object for their further investigation. Since then material has accumulated, and a range of stages of the whole development of this Elasmobranch has been obtained such as rarely falls to the lot of the embryologist. Other duties and work in other fields have hitherto prevented the final publication of the results gleaned. Not, however, without a corresponding advantage; for, at any rate, the delay must have left fewer errors of observation to be corrected by others, and the results have matured under constant observation and reflection.

In the course of six years the facts have been revised again and again, and the cessation of new discovery in the research appears to prove that, for myself at least, there is in *Raja* little more to be found, and that thus publication is called for.

In the following pages a strictly objective mode of description will be employed, and as far as possible theoretical considerations will be kept out of account. Many of the facts to be adduced are for

---

1) No. 7 in the list of literature.

2) No. 2.

Vertebrate animals of so novel a character, even odd and opposed to what is already known of the development of the Vertebrate embryo, that a cordial reception into the Acta of the science can hardly be hoped for. Some consolation may perchance be mine in a remark of VON BAER'S to the effect that for discoveries to meet with doubts on their publication may be regarded as a compliment for them. And in the same passage the quotation from W. VON HUMBOLDT is not less inspiring. "Ein Buch, das gleich bei seinem Erscheinen allgemeinen Beifall findet, verdiente eigentlich gar nicht gedruckt zu sein, denn es enthält nur, was in den Ueberzeugungen Aller vollständig herrschend oder wenigstens völlig vorbereitet war".

Whatever the reception of the facts may be, they would ultimately need their own small corner in the edifice of Vertebrate embryology. Confirmation may be confidently looked for; indeed, such is already not entirely wanting.

It may be otherwise with the theory. My own theoretical conclusions may be offered at a later stage; partly because theory is the salt which seasons embryological research, and also in an attempt to show that any and every explanation of the facts other than one would seem to be not merely uncalled for but quite beside the mark.

The history of the transient ganglion-cells in zoological literature is fortunately remarkably brief; and it may therefore be given in full.

In the present paper the appearances presented by the transient nervous apparatus in a series of progressive stages of *Raja batis* will receive detailed description. Then an account of the general development of the apparatus, its probable functions and fate will be given. In Part II, which has been delayed because of the recent acquisition of a fine series of embryos of *Scyllium canicula*, it is proposed to give a brief account of the apparatus in *Scyllium*, *Pristiurus*, *Mustelus*, *Lepidosteus* and some other forms, to be followed by a chapter of a theoretical character on the morphological nature of the apparatus.

### Historical.

References to the ganglion-cells under consideration are not numerous in the literature of embryology.

The first mention of them is apparently contained in BALFOUR'S

"Elasmobranch Fishes" <sup>1)</sup>, where in tab. 12, fig. 1 two of them are shown lying at the dorsal region of the spinal cord. In the description of the plate they are spoken as "peculiar large cells which are found at the dorsal part of the spinal cord". They are not noticed in the text.

In 1884 VICTOR ROHON <sup>2)</sup> published observations "Zur Histogenese des Rückenmarks der Forelle". This paper would undoubtedly have attracted greater attention, had it appeared in a more accessible journal than the "Münchener Sitzungsberichte". It treats of large nerve-cells in the cord which appear earliest of all the ganglion-cells. Their position, i. e. at the dorsal region of the spinal cord of the trout, is correctly described, and they are stated to be multipolar. From them "Zellfortsätze", four or five in number, could be followed for some distance, but what became of these was not made out. The cells are said to make their appearance at the 40<sup>th</sup> day. It was noted that they resemble in appearance the cells of the spinal ganglia. On p. 44 their distribution is correctly given, and their occurrence in pairs, one on each side of the middle line, is recorded. "Man könnte also an eine bilaterale, symmetrische Anordnung derselben im Rückenmark denken — doch ist dies keineswegs der Fall" as is proved by longitudinal sections, where they are seen to be disposed irregularly. None the less "es lässt sich mit aller Bestimmtheit behaupten, dass jeder Rückenmarkshälfte bloss eine einzige Längsreihe solcher Nervenzellen zukommt". The crossing of a fibre to the opposite side, as well as an anastomosis between a right and a left ganglion-cell, is described. ROHON considered that the cells corresponded to the large ganglion-cells of *Amphioxus* described by STIEDA <sup>3)</sup>, as also to REISSNER's cells in *Petromyzon*. He determined that from 6—8 pairs of such cells occurred in the region of each myomere of the trout. The cells are figured as seen in transverse, horizontal and longitudinal sections. Of their subsequent fate nothing is stated. From the figures and text it is obvious to me that in the stages studied by ROHON the cells were in process of degeneration.

In 1885 in a memoir on the unpaired fins of Elasmobranchii PAUL MAYER <sup>4)</sup> devoted about a page to the description of "Riesen-

---

1) No. 1 in the List of literature.

2) No. 13.

3) No. 14.

4) No. 10.

zellen im Rückenmark". MAYER's notice concerning these was of an occasional nature, and he is not to be saddled with having had the intention of making any sort of close study of them. Thus he failed to recognise their ganglionic nature; none the less, the facts he recorded are not without interest. They first attracted his attention in sections through the tail-end. "Am Schwanz (*Scyllium* und *Pristiurus*), namentlich ganz hinten, liegen sie unregelmässig, oft zu mehreren auf einem Schnitte, weiter nach vorn ordnen sie sich mehr dorsal an. Dabei sind sie oft, wie auf Längsschnitten deutlich wird, weit von einander entfernt, treten aber auch ebenso oft zu förmlichen Nestern zusammen. Nach vorn reichen sie bis zum 4. Ventrikel, vielleicht auch noch weiter. Bei jungen Embryonen von 6 mm Länge liegen sie ganz oberflächlich und bilden im Bereich der Schwanzspitze einfach den Verschluss des Rückenmarksrohres, haben also vielleicht mit der Entstehung desselben irgendwie zu thun. In einzelnen Fällen habe ich sie auch ausserhalb gefunden, dann auch wieder, wie sie anscheinend im Begriff stehen, hinein zu wandern. Bei ältern rücken sie in dem Maasse, wie der Centralcanal mehr nach innen geräth und sich relativ verkleinert, tiefer und tiefer, bleiben aber immer durch ihre Grösse kenntlich. Sie haben amöboide Umrisse und scheinen durch Fortsätze mit einander in Verbindung zu stehen. Offenbar sind es Elemente, welche dem Mesoderm angehören. Weiter konnte ich an Schnitten in Balsam nichts über sie ermitteln, würde ihrer auch hier gar nicht gedacht haben, wäre mir nicht die Beschränkung ihres Vorkommens auffällig geworden. Bei *Torpedo* und *Mustelus* habe ich sie nicht finden können, obwohl mir von beiden Thieren Schnittserien in ausreichender Menge zur Verfügung standen; wie es sich mit '*Raja*' verhält, weiss ich nicht" <sup>1)</sup>).

It should be not forgotten that when MAYER wrote the above KLEINENBERG's monograph on Annelidan Embryology had not appeared, and that thus the Naples observer lacked that clue to the meaning and nature of these cells which would have put a totally different complexion on the observations he was incidentally making.

MAYER's account was subsequently briefly commented upon by KLEINENBERG, who first suggested, from the analogy with similar elements in the Annelidan embryo, their transient or larval character <sup>2)</sup>).

---

1) No. 10, p. 228—229.

2) No. 7, p. 220—221.

Similar cells first attracted my notice when commencing work on *Lepidosteus* in 1888. What was then made out concerning them was subsequently published in a preliminary notice <sup>1</sup>). These ganglion-cells were found to occur in large numbers in the embryos of all the oviparous Ichthyopsida examined, i. e. in *Lepidosteus*, *Scyllium*, *Pristiurus*, *Raja*, *Labrax*, *Esox*, *Rhodeus*, *Salmo*, *Petromyzon*, *Rana* and *Triton*. In all of these at certain periods of the development the ganglion-cells were found lying at the dorsal summit of the cord, extending backwards from the hypoglossus region. Some of the observations there recorded are confirmatory of the earlier ones of ROHON in the trout, i. e. that they are the first cells to take on ganglionic characters, that they are multipolar etc. (see p. 116).

As of some importance the occurrence of a few such cells in *Mustelus vulgaris* was commented upon, and agreement was expressed with MAYER in stating their absence in *Torpedo* <sup>2</sup>). It was, moreover, established that they were of transient nature, and their degeneration and atrophy were briefly described. Finally, it was suggested that KLEINENBERG was probably in the right in his suspicion that these cells might be analogous to certain subumbrellar cells in *Lopadorhynchus* which "introduce" the development of the ventral nerve-cord.

In 1891 DOHRN <sup>3</sup>) published an important "Studie" on "Nerven-faser und Ganglienzelle". In the text these transient ganglion-cells received no description, but a number of figures of them, presenting appearances at that time very familiar to myself, were given on tab. 22. And on p. 310 DOHRN remarks:

"Es war anfänglich meine Absicht, schon in der vorliegenden Studie diese Frage nicht nur für die peripherischen, sondern auch für die centralen Ganglienzellen zu erörtern, und mich durchaus für eine specifisch nervöse und gegen jegliche Art von ausschliesslich trophischer Function der Ganglienzellen zu erklären. Ich hatte zu dem Behufe bereits einen Excurs auf die Verhältnisse des Centralnervensystems

1) No. 2, p. 115—118.

2) The system appears to be not entirely absent in *Acanthias*, for in very early embryos transient ganglion-cells and a few small nerves are met with.

As far as can be judged, without fuller investigation, the apparatus is very feebly developed in *Acanthias* and very evanescent in character. Further details may be reserved for Part II of the work.

3) No. 5.

gemacht, und speciell die Bildung und Beziehungen der sog. riesigen Ganglienzellen der Selachier und von *Lophius piscatorius* untersucht. Aber die Fortsetzung dieser Studien hat mir so unerwartete Zustände der Ontogenese des Medullarrohres, wenigstens bei Selachiern und Teleostiern, offenbart, dass ich es vorziehe, die Erscheinungen der Ontogenese des Centralnervensystems im Zusammenhange in einer oder mehreren separaten Studien zu erörtern etc."

Ever since my migration to Edinburgh in 1889 the problems of these transient ganglion-cells had exerted an increased fascination over me — a fascination still more intensified by the discovery that in *Raja batis* an object had been found easily obtainable, and withal one promising much interesting information concerning the transient system.

DOHRN'S memoir on its arrival found me immersed, in the intervals of exacting duties, in an investigation of a large series of *Raja* embryos. To escape the total loss of priority of my results as they then appeared to stand, by a prior publication on DOHRN'S part, a preliminary paper was written and published in the Anat. Anz. 1892<sup>1</sup>).

The summary of my results at that date is taken verbatim<sup>2</sup>) from p. 203—205 of the preliminary paper<sup>3</sup>).

"Except as above noticed, or hereinafter mentioned, the account given in my *Lepidosteus* note (1889) may still stand pro tanto.

The apparatus of ganglion-cells does not appear to extend quite to the extreme portion of the spinal cord. In *Raja* it certainly begins at about the 6<sup>th</sup> trunk-somite (include the hypoglossus segments), reaches a maximum in the region of the 11<sup>th</sup>, maintains this with slight segmental variations until the 25<sup>th</sup> or 26<sup>th</sup> somite is reached, i. e. over some 15 segments, and in early stages terminates about the 31<sup>st</sup> trunk segment. Absent or undeveloped in early stages posterior to this region, it is found in older embryos extending along the whole length of the tail.

Its nerves may be either simple (spun) axis-cylinders, or compound non-medullated ones, possessing a neurilemma, and formed by chains of nerve-forming nuclei or cells. Cases of "contact" between nerve

---

1) No. 3.

2) In this summary a number of errors have been eliminated and only those portions have been retained of whose accuracy renewed observations have convinced me.

3) No. 3.

and ganglion-cell, as also between two or more of the latter are found to occur, but do not appear to be invariable.

These macro- or transient nerves, and other nerves also, are merely transformations of ganglion-cells. All stages in this metamorphosis can be noted. The capsule cells arise from epiblast cells of the cord laying just beneath and around the macro-ganglion cells. They, too, are to be looked upon as modified ganglion-cells, which have lost their specifically ganglionic functions.

Soon after the 45 mm stage is reached, it becomes difficult, owing to the great increase in the formative tissue of the mesoblast (*Bildungsgewebe* of GÖTTE and ZIEGLER), to follow the transient nerves.

The involution of the transient nerves would appear to commence at the epoch named in my *Lepidosteus* paper, i. e. with the formation of the permanent central canal of the cord. On this point it is necessary to correct an error in the paper just mentioned. The processes of the ganglion-cells there spoken of have turned out to be either nerves (axis-cylinders) or the remains of such. These are not "cut off", but, like the macroganglion-cells themselves, they undergo a gradual simple atrophy, and traces of them can be seen for a long time, especially in the form of shrunken processes from poles of the ganglion-cells. The latter persist for a much longer period, and, indeed, have not entirely disappeared in newly hatched *R. batis* of some 20 centimetres in length. The lengthened period, which complete atrophy would appear to require in this case, may be judged of, when it is stated that the process began during the 5<sup>th</sup> month of life within the egg, while traces of the cells could still be found in skate, which hatched out some 17 months after the fresh egg was taken from the parent.

There is sometimes present, but as yet it has not been shown to exist in every embryo, a subepithelial (subepiblastic) system of nerves, possibly of a sensory nature. It arises in connection with ganglion-cells of the cord (as an outgrowth of cells of the latter) slightly ventrad of the motor macro-ganglion-cells. This system has also been seen in embryos of 45 mm in length, but its complete history can be at present only a matter of surmise. Further investigation is necessary; there can, however, be no doubt of its larval and transient nature."

For the sake of completeness a few other recent papers, in which the ganglion-cells in question are incidentally, accidentally, or other-

wise mentioned or figured, may be named. Thus BURCKHARDT<sup>1)</sup> figures large ganglion-cells in the tail of *Triton taeniatus*. These undoubtedly belong, although the author failed to notice their evanescent nature, to the transient system. Like ROHON, he considers that they correspond to the "Hinterzellen" of FREUND in *Petromyzon*.

In one of his recent memoirs HIS figures, without further comment, one of the large transient ganglion-cells of the trout. Also RETZIUS<sup>2)</sup>, whose figure is from a "GOLGI" preparation. In the text the latter author remarks "was die Zelle der fig. 4 betrifft, so habe ich sie wiedergegeben, weil ich solche grosse rundliche Zellen mehrmals an demselben Platz antraf; welcher Natur diese Zellen sind, ist mir unklar geblieben."

Further, in the new edition of KÖLLIKER'S "Handbuch"<sup>3)</sup> there is a brief description of ROHON'S observations, followed by extracts from a letter from VON KUPFFER to the author in which the former states his ability to confirm the transient nature of these cells and their occurrence, as was quite to be expected, in *Acipenser sturio*.

The occurrence of a double row of these cells on the spinal cord of *Petromyzon* embryos is briefly mentioned by C. VON KUPFFER<sup>4)</sup>.

There are still two other publications of value which doubtfully belong to the literature under consideration.

Of these FRITSCH'S well-known observations<sup>5)</sup> on the really giant ganglion-cells of *Lophius* need only be mentioned at this juncture. At a later period his discoveries would call for consideration.

STRASSER'S memoir<sup>6)</sup> contains an account of my own observations, together with a number of theoretical considerations. His paper is quite interesting, even although one may be at times unable to agree with his conclusions.

Since the above was written, Prof. VON KUPFFER has published observations on the transient ganglion-cells of *Petromyzon* in Heft 2 of his "Studien zur vergleich. Entwicklungsgesch. des Kopfes der Cranioten." This memoir has not as yet reached my hands, and his results are only known to me from a brief summary by FRORIEP in

---

1) No. 4.

2) No. 12, p. 29 and tab. 14, fig. 4.

3) No. 8, p. 172—173.

4) No. 9, p. 31—32. — A similar observation in *Petromyzon* was recorded by myself in 1889 (No. 2, p. 117).

5) No. 6.

6) No. 15.

Bd. 2 of MERKEL and BONNET's "Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte" (p. 450). I have briefly commented upon VON KUPFFER's conclusions, which differ widely from my own, in another section. All his results are confirmatory of previous ones of my own.

### Observations on *Raja batis*.

This part of the work is devoted to the consideration of what is to be made out regarding the apparatus in the embryology of one species of *Raja*.

Embryos in number of *R. batis*, *R. clavata* and *R. radiata* have been available, and into all these species investigations have been made. But it was found that of the three species obtainable the embryos of *R. batis*<sup>1)</sup> showed the apparatus in a more perfect fashion than those of the other two, although the conditions are quite similar in all. *R. batis* is, moreover, the species of the three, which, from my own experience, can be most confidently recommended as affording good material for research. On our British coasts it is at least as easily obtainable as the other two forms. The eggs of *R. batis* are very hardy and, when taken out of the oviducts, develop readily with a less percentage of mortality than those of *R. radiata* and *R. clavata*. From time to time the shark-like "egg-purses" of *R. circularis* were obtained, but it was never found possible to keep them alive until the embryo was formed.

But for the generous help of others my material would have been but scanty. To two friends in particular, to the late Mr. JOHN MURRAY, of the Scottish Fishery Service, and to Mr. P. JAMIESON, late of the Scientific Staff of the Scottish Fishery Board, I am under deep obligations for all the care, trouble, and self-sacrifice, which they took upon themselves in order to make our skate-culture a success<sup>2)</sup>. To them my gratitude may be here expressed, and also to Mr. GEORGE SIM, A. L. S., Aberdeen, who kindly procured most of the eggs of *R. radiata* from which embryos are in my possession.

---

1) Only of this species was a complete series of stages obtained.

2) The wealth of material gained may be gathered from the following. Some 520 embryos are in my collection, of these about 380 are of *R. batis*. Of this species there are all sorts of stages from the earliest traces of segmentation up to newly hatched embryos of upwards of 19 centimetres. Upwards of 120 of these embryos have been laid under contribution for the present paper.

**Description of the apparatus in a series of embryos  
of *R. batis*.**

1) Embryos of 5—11 mm.

An embryo of *R. batis* of 5 mm length (No. 45 of the collection) shows the following. There are 45 trunk somites behind the auditory region. The primary optic vesicles reach the skin, but there is no trace of the lens. The auditory organ is represented by a flat patch of epiblast. The stomatodeal involution is still intact. One gill-pouch is present, and this has not yet broken through the epiblast<sup>1</sup>). The pronephros is in course of formation, and as yet no part of the segmental duct has arisen. The ganglionic foundations or "Anlagen" (spinal and cranial) are still quite within the lips of the central apparatus. Of the transient cells to be afterwards described none have taken on ganglionic characters and there are no nerve processes. In the words of His, the entire nervous system is as yet a system without ganglion-cells and without nerves.

A slightly older embryo (*R. batis*, No. 134) measured 5,25 mm, and possessed 54—55 trunk somites. The general characters of its eye and ear are those of a succeeding embryo (No. 135). A third gill-pouch is in course of formation as an outgrowth from the gut. The pronephros is as far advanced as in No. 135, but the segmental duct hardly extends so far caudad. In this specimen the ganglionic foundations are only just commencing their exodus from the lips of the cord, and this in the region of the pronephros. Here and there a cell with commencing ganglionic characters may be noted, but there are as yet no nerve-processes.

Fig. 5, pl. 22, is taken from the pronephric region of this embryo. It shows the dorsal region of the cord, and the ganglionic foundations are seen to be in course of migration outwards. Among these migrating cells there are three (*gl.c*), which have made progress in the direction of becoming ganglionic. They stain less deeply than do the other cells, the nucleus is large and rounded, and it contains two or more refractile nucleoli.

---

1) In the formation of the gill-slits there appears to be no actual fusion with the epiblast. The hypoblastic pouch is pushed against the latter, which thins out and finally ruptures at the same time that the outer wall of the pouch itself parts.

Within the cord also there can be seen two such cells (*gl.c.c*) on each side.

All these are ganglion-cells in course of development and they form nascent elements of the future transient system.

In another embryo (*R. batis*, No. 100), of 5.5 mm, two gill-pouches are present, the pronephros is in course of development, and the segmental duct is only present in the region of, and in connection with, the pronephros. This embryo differs little and in unimportant respects from Nos. 134 and 135, but it is slightly "younger" than either of these, and transient nervous elements have as yet no existence.

The following embryo (*R. batis*, No. 135, 6 mm) is in an interesting phase. 60 trunk somites were counted. There is no sign of lens formation, and, though the primary optic vesicles reach the epiblast, there is no infolding to form a cup. There is a very slight depression of epiblast in the region of the auditory organ. Traces of four gill-pouches are present, but none are open to the exterior.

The pronephros is in course of development, and the segmental duct is formed for part of the length of the pronephros. A neurenteric canal is of course present.

In the region of the pronephros the ganglionic foundations are migrating from their position between the lips of the cord.

Of the uppermost cells of the cord in this region some are taking on ganglionic characters. These cells are large and rounded (Fig. 2 *gl.c*), the nucleus is also of some size, and it, like the cell itself, does not stain as deeply as do the nuclei and cell-protoplasm of neighbouring cells. Large refractile nucleoli, more than one in each cell, also attract the notice. Some of these cells are, moreover, spinning out nerve-processes (Fig. 3 *n.p*). Still further back along the trunk, beyond the region of the pronephros, there are even numerous instances of this. These processes are, however, but in the very first stages of their formation, and, as yet, the transient ganglionic apparatus is hinted at rather than demonstrated. As already described of Fig. 5, here also such developing ganglion-cells are recognisable in both the cord and ganglionic foundations (Figs. 2 and 3 *gl.c* and *gl.c.c*). In Fig. 4, which is also from the pronephric region, two cells (*w.gl.c*) are figured at the apex of the myotome. These are both already ganglionic, and form two wandering elements of the transient system.

Embryo No. 81 measured 8 mm. Unfortunately no record of the

number of trunk somites was kept, and this happens to be the only specimen of exactly this size in the collection. There are probably from 75—80 trunk somites present. This may be concluded from the number of gill-pouches: of these four are present and the first branchial is open to the exterior. There is a slight olfactory depression. The optic vesicles are constricted but not yet invaginated. The mouth communicates with the gut, and one gill-pouch is open to the exterior. The auditory organ is an open cup with narrow aperture. The pronephros is fully formed, but the segmental duct ends in the epiblast some distance in front of the anus.

In the spinal cord the transient ganglion-cells have not all as yet become ganglionic, and, in comparison with embryos but slightly older, the nerve-fibres of the transient system are somewhat feebly represented. None the less notable appearances are to be met with. The figure (Fig. 18) of a transverse section taken just in front of the pronephric region (the section cuts the first nephrostome on one side near its anterior border) establishes the following. Several large ganglion-cells (*gl.c.c.*), roofing in the cord, pass or flow into a number of similar ganglion-cells (*w.gl.c.*) forming a bridge from the cord to the tip of the myotome. Whether from these latter a nerve proceeded outwards and onwards could not be determined in the present case.

In the following sections the roof of the cord is seen to be largely made up of cells, which, like those figured in Figs. 2 and 5, are developing ganglionic characters.

Here and there a transient nerve (*n.p.*), reaching to the myotome and even extending beyond it between myotome and epiblast, can be detected (Fig. 19).

There are several other sections in the series like that figured. A slightly different picture is furnished by a section further caudalwards. In Fig. 20 three large ganglion-cells (*gl.c.c.*) bulge out in the roof of the cord, while a fourth and fifth (*sp.c.*) to the left of the figure, are being largely used up in the formation of a nerve.

This series is further remarkable for the number of karyokinetic figures it contains.

In embryo No. 129 there are 76 somites behind the last gill-pouch. There are 4 gill-pouches and of these the first branchial is open. The embryo is about 8 mm in length. The optic vesicles reach the epiblast and are slightly constricted. There is no sign of a developing lens. The auditory involution is widely open, and its epithelium is rapidly proliferating. The segmental duct ends in the

epiblast some little way behind the point where the embryo passes off the yolk-sac.

The centrally lying ganglion-cells are in great part already recognisable as ganglionic, but the nerves of the transient system are as yet only represented by a few spun fibrils in the region of the pronephros.

Thus, the system as a whole is only in the first stages of formation and differentiation. There are no figures from this embryo.

Of an embryo of *R. clavata*, 8 mm in length and with 86 somites, it may be incidentally recorded that, although the pronephros is fully formed, and much of the segmental duct has arisen, the cells of the future transient system are not yet ganglionic, and there are no transient nerve-fibres.

The next two embryos (Nos. 141 and 142) are almost exactly of identical age. Both measured proximately 9 mm, 83 somites were counted in No. 141, 85 in No. 142. The neurenteric canal is, of course, persistent. The 3<sup>rd</sup> gill-pouch is complete, but the 4<sup>th</sup> is still merely a slight evagination of the gut. The first branchial cleft is open, the spiracle still closed, and the second branchial cleft on the point of opening. The optic vesicles are constricted but not invaginated, and the lens is represented by a very slight thickening of epiblast. The auditory ganglion is closely attached to the auditory epithelium. The segmental duct ceases some distance in front of the anus.

A very remarkable appearance for *Raja* is the great number of "primitive ova" in both somatopleure and splanchnopleure of No. 141. MAYER's segmental transverse blood-vessels are also prominent features of this embryo. On plate 27, Fig. 95 a small portion of a horizontal section of the summit of the cord is shown. Some few central ganglion-cells (*gl.c.c.*) are seen, as well as two transient nerves (*t.n.*) ending just under the epiblast. In this series of horizontal sections the top of the cord in the region of the pronephros, and for some distance further caudalwards, is crowded with ganglion-cells.

Capsule cells are as yet undeveloped.

In the series of transverse sections of embryo No. 141 a great many interesting transient nerves, with and without intercalated nerve-cell nuclei, are to be seen. It also offers very pretty examples of what may be termed subepiblastic nerves, i. e. transient nerves, either simple or of several fibres, running along from cells in the cord as their centre closely underneath the epiblast between it and the myotome.

The transient ganglion-cells and their nerves first make their appearance in the second slide of the series just slightly in front of the pronephros. In several sections in front of the latter, though there are transient ganglion-cells in or on the cord, there are present no features worthy of special remark. When one examines sections well within the region of the pronephros, the ganglion-cells in question are found to become abundant, and to project out towards the apices of the myotomes, either as big bunches of cells, or as processes spun out by centrally-lying cells, or finally as such processes with applied ganglion-cells. From this series several sections are figured on plate 22. In Fig. 13 four ganglion-cells (*gl.c.c*) form a roof to the cord, one of them has spun out, and appears to be still engaged in spinning, a long nerve-process (*t.n*), which has reached the myotome and, curving along its outer margin, is passing onwards closely under the epiblast. Fig. 12 is really a combination of appearances seen in different sections, in that the conditions of the right side of the figure are to be met with three sections in front of those of the left side. The roof of the cord is here filled in or occupied by five ganglion-cells (*gl.c.c*), on each side the lateral or outermost one (*sp.c*) is engaged in spinning its fibre in the same way and direction as in the preceding figure. A third ganglion-cell (*sp.c*<sup>3</sup>) is only commencing to send out a nerve-process, while the remaining two have no processes apparent in the sections.

A few sections caudad the appearances depicted in Fig. 11 are encountered. Four ganglion-cells are included in the section: of these three present nothing calling for special remark, and the fourth (*sp.c*) links on to, or remains in contact with, one of its centrally-lying fellows, while also engaged in spinning out a process in each of two directions. The one of these processes is directed over, and along, the outer side of the myotome, the other is destined to keep the cell in touch with the central ones. The condition here appears to represent an early stage of such figures as Figs. 31 and 46.

Yet another figure, Fig. 10, shows no fully developed ganglion-cells, but there are several pyriform cells projecting, with well-marked processes, from the roof of the cord. These cells are undoubtedly developing in the direction of becoming ganglionic, and one of them (*sp.c*) has already made much progress towards this condition. It has projected out a long process, as yet hardly to be described as a nerve-fibre, which reaches into the tip of the myotome.

In another of the figures of this series (Fig. 6), taken from a

section much further back, it is difficult to distinguish between those cells of the roof which belong to the future spinal ganglia and those which are to become transitory ganglion-cells. On the one side only is there a cell (*sp.c*), with long process, like many of those just described, which is unquestionably nerve-forming. On this process are two nuclei, but these do not appear to belong to this developing axis-cylinder. From this and other instances in the series under review the conclusion appears warranted that cells (nerve-forming ones) may spin or form nerve-processes before they have acquired ganglionic characters — if they ever are to become ganglion-cells at all! <sup>1)</sup> And this is a conclusion to which one is forced time after time in studying the development of this transient nervous apparatus. There still remain to be described some very interesting and important figures from this remarkable series, — figures which reveal in great perfection the characters and course of the sub-epiblastic nerves of the system.

Figs. 1 and 2 of a former paper (No. 3) were both taken from the embryo under consideration. There now follows the description of three sections, figured in Figs. 7, 8 and 9, of which the drawings, if combined, would give some such figure as fig. 2 of the preliminary paper. In the present instance it has been thought best to give camera-drawings of the three consecutive sections without combination of them, leaving this to the reader to make for himself. In other cases, to be recorded later on, combined drawings are offered. It is impossible to faithfully render the details of shade and colour in the sketches. The ganglion-cells, both those at the centre and those along the courses of the nerves, are of a delicate pale pink colour, nerve and protoplasm are yellowish-brown, the cells of the rest of section of the usual carmine red <sup>2)</sup>. The three figures, however, fulfil a morphological rather than a histological purpose. Taking the three together they reveal the origin and course of two — ? a pair of — nerves of the transient system. These nerves are not of the simple fibrillar nature of some to be described in other embryos. They are rather

---

1) Compare the section on "degeneration of ganglion-cells".

2) Like many others of the collection this embryo was treated with RABL's picric-platinum-chloride mixture and stained with — borax-carminum! I have treated embryos in all sorts of ways, to appease, by anticipation, various critics of methods, but have been best satisfied with those methods which revealed most — even when they were simple and "antiquated" in nature.

what might be termed plexiform, in that each appears to be made up of several ganglion-cells and their processes. Of these ganglion-cells some seem to be in contact merely, or applied end to end; but two at least, to the left of Figs. 8 and 9, look as if intercalated in the course of the axis-cylinder.

These two nerves could not be followed as far ventralwards as some to be described in other embryos, but their extension nearly to the ventral limit of the myotome is apparent from the figures.

Embryo No. 141 reveals a rich development of such sub-epiblastic nerves. It is worthy of notice that such do not appear in the same relative abundance in every embryo from this stage onwards. In some embryos they are far better represented than in others, even of the same age and general characters: a circumstance which would demand discussion in a later portion of the work.

Another incident about these sub-epiblastic nerves of the present and some other embryos is that they would appear to occur very frequently in pairs one on each side of the body. This conclusion finds its warrant in the observation, repeatedly made in the present embryo, that, wherever one of these nerves was met with on the one side, a corresponding nerve of the other side was either present in the same section, or followed immediately in the ensuing ones.

Another series (No. 143)<sup>1</sup>), in which 86 somites were counted, though slightly "older" in respect of the number of somites and in some other particulars, yields earlier stages of the development of the transient system. In it there are very few ganglion-cells and not many transient nerves developed. As in other cases the transient ganglion-cells here also make their appearance in the sections just directly in front of the pronephros.

The series shows very clearly the early development of the anterior roots of spinal nerves in the form of cellular chains. The length of the embryo was noted as 10 mm — it is possible that this was a slight error.

Four sections are figured from this series (Figs. 14, 15, 16 and 17). Fig. 14 shows one of the ganglion-cells (*sp.c*) resting on the apex of the myotome, but connected with the as yet only developing ganglionic centre by means of a fibre (*n.p*) which it has spun out.

---

1) The gill-clefts and pouches show the grade of development of No. 141.

In Fig. 16 some ganglion-cells are found migrating from the cord. Of these two (*w. gl. c*) are linked together and appear to be forming a nerve by what, in contradistinction to the "process" mode, may be described as the "cellular" form of nerve formation.

Fig. 17 bears a family resemblance to Fig. 12 (No. 141), in that on both sides there are cells just beginning the spinning of fibres. On the left side the ganglion-cells are somewhat linked together.

Fig. 15 depicts a bipolar ganglion-cell (*gl. c*) of the transient series. In both directions, i. e. towards the centre and towards the periphery it has spun out its nerve-process. The appearance of the nucleus, i. e. absence of highly refractile nucleoli, suggests that this cell would sink to the significance of a mere nerve forming cell, such as that shown in Fig. 44.

Here and there are odd spun-fibres, and a few instances of bunches of ganglion-cells reaching to the tip of the myotome. The central ganglion-cells at any rate are only in the act of becoming ganglionic.

What has been said of this series largely holds of another (No. 155) in which 90 somites had arisen.

No necessity appears to exist for its detailed description, but attention may be directed to one figure from it. This (Fig 1) may be cited as demonstrating phases of the development of ganglion-cells to such condition. The cells of the future spinal ganglia in the pronephric region are still only in process of migration from the lips of the cord. As in Fig. 5, among them are some few recognisable already as belonging to the transient system. This is shown by increase of size of the nucleus and the presence of large refractile nucleoli, and by other characters. Three other cells, to the left of the figure, may be looked upon as already ganglionic, and two of them have spun out nerve-processes.

Passing now to embryos of 10—10½ mm, Nos. 163 and 164 may first be mentioned.

In Nos. 163, 164 the number of somites counted was 100—101. The lens is a thickening of the skin. The last gill-pouch is just forming, and three clefts are open in No. 163, whilst the spiracular pouch has only ruptured on one side in No. 164; there are very slight external gill-buds on the second and third arches. Neither series shows anything approaching the remarkable appearances of No. 141, nor of No. 410.

A single drawing (Fig. 32) is given from No. 163. It is a combination of what is contained in three consecutive sections. There are two sub-epiblastic nerves (*s.n*), each the product of two ganglion-cells near the centre, and the one to the right differs from its fellow in that some distance along its course two ganglion-cells (*gl. c*), lying closely beneath the epiblast, are applied to it. As in other cases the nerves themselves have been drawn in to the exact extent of their preservation in the sections.

Embryos Nos. 410, 411 <sup>1)</sup> and 419 <sup>2)</sup> all belong to this period. Nos. 410 and 411 measured 10 mm in the preserved state, No. 419 was 10,5 mm in length. In the latter the lens is only represented by an epiblastic thickening, in the two others there is a slight invagination. The last gill-pouch does not open to the exterior, the segmental duct is not completely formed, and the neurenteric canal is still open. No figures are given from No. 411, but it may be mentioned that in it the transient ganglionic system is in much the same condition as in No. 410, and that it also presents similar sub-epiblastic nerves.

Plates 22 and 23 contain four figures drawn from No. 410 (Figs. 22—25). Over the region of the cord to be defined at a later stage the ganglion-cells of the transient system are met with in practically every section.

As seen in the figures, from 6 to 8 ganglion-cells may be encountered in each section. Like the other figures of the series Fig. 23 is a combination from several sections. It depicts the course of two sub-epiblastic nerves (*s.n*) from cells of the cord, over the myotome-tips, along the outside of these structures, and, immediately beneath the epiblast, for some considerable distance past the segmental duct. There can be little doubt that here the nerves become "extra-embryonic", and pass on to the yolk-sac. The two nerves under consideration presented no nuclei at any part of their course. They are simple naked non-medullated fibres, or if they possess any "white

---

1) In No. 411 there are about 104 somites, the first four clefts are open, and the fifth and sixth are present as gut-pouches, in No. 419 there are about 90 somites, the spiracle is still closed, but the first and second branchial clefts are open.

2) These three embryos were all treated with FLEMMING's osmic mixture. This reagent, apart from the brittleness it gives rise to, is an excellent one for making preparations of these nerves. It appears, however, to possess no special advantages over corrosive sublimate.

substance of SCHWANN" it must be exceedingly slight in amount, for they are only "browned" and not blackened with osmic acid.

Figs. 22 (Pl. 22) and 24 (Pl. 23) furnish in detail rather different appearances than those above described. Of the two Fig. 22 shows only a part of what is to be seen in the row of sections. In it the spinal cord, with a number of transient ganglion-cells, is figured. On each side is a portion of a nerve whose full course, as far as determined, is given again in Fig. 24, Pl. 23. This latter, and the mode of drawing it, may now be described. The section in which the ganglion-cells at the root of the nerve appeared was first drawn, and then from the sections in front and behind (in this instance it happened that all were posterior to that drawn) the details of the two nerves were filled in section by section. In this way long stretches of the two nerves could be completely formed anew. These particular nerves have not quite the actual extension given to them in the figure, or rather, to speak more precisely, they could not be followed so far ventralwards. But in the same row of sections there are other similar nerves, the details of whose extension, when filled into the figure, carried them as far as shown. It is unlikely that they terminated even there. This course, by the way, was adopted, not because it made any difference in the actual composition of each nerve, for each of the original nerves could be followed far beyond the point where the "ganglionic nodes" occur, but to avoid unnecessary multiplication of figures. The figure (Fig. 24) shows in section spinal cord, notochord, myotomes, somatopleure etc. etc. It depicts in more diagrammatic fashion the central cells and the two ganglionated nerve-roots seen in Fig. 22. To the right it shows the ganglionated root of the nerve of that side, passing into a nerve formed by a plexiform arrangement of the root ganglion-cells with one near the tip of the myotome (see Fig. 22, *gl*). Here the nerve ends with, hardly in, a ganglion-cell (*gl.c*<sup>1</sup>). To this ganglion-cell a similar one (*gl.c*<sup>2</sup>) is applied, and the latter gives off the nerve-fibre (*s.n*), which passes down under the epiblast in the way shown in the figure. And ends where? Probably on the yolk-sac. On the left side the nerve starts in the same way from two ganglion-cells — or perhaps it may be more correct to describe it as starting at the ganglion-cell *gl.c*<sup>3</sup> — and passes upwards to end by being applied to the two "root ganglion-cells". The cell *gl.c*<sup>3</sup> is itself very closely applied to another cell *gl.c*<sup>4</sup>, this could only be made out with the

best and highest lenses, for with ordinary powers there appeared to be only one cell here.

A sketch of this by my pupil, Mr. J. A. MURRAY, will be found on Pl. 26, Fig. 24a.

The cell *gl. c*<sup>4</sup> gives off a fibre (*s. n*) which passes down in the same way as that of the other side. The remarkable nature and the close similarity of these two nerves are very striking.

Another combination from the same series is given in Fig. 25. Here on the left side the nerve (*s. n*), when followed through three sections, was seen to have exactly the extension given to it in the drawing. How much further it proceeded was an insolvable problem.

The pieces of the nerves were, as just stated, completely present in one or other of the three sections. Thus, the 6<sup>th</sup> section of the row furnished the "root" piece to nearly the tip of the myotome, as also a small bit opposite the segmental duct, the 7<sup>th</sup> section revealed a piece near the tip of the myotome, the continuation of that in the 6<sup>th</sup>, and the 8<sup>th</sup> section contained a long intact stretch of fibre reaching from just above the segmental duct to nearly the top of the myotome.

It is very curious, — might one not add significant? — to note that these nerves are most apparent in the region where the embryonic layers pass on to the yolk-sac, and that where the body is shut off from the yolk, as in the next slide of the series, they cease, or, at any rate, have not so great an extension <sup>1</sup>).

There are many nerves like those of Figs. 23 and 25 in this series, but others were noted which had the same composition as those in Fig. 24.

In embryo No. 562 (size 10 mm) there were four pouches or clefts externally visible. In the sections it is seen that of the gill-clefts the first and the second branchials are open to the exterior, the spiracle is still closed. The primary optic vesicles are constricted, but as yet not invaginated. The auditory depression is widely open. The segmental duct extends some way back, but as yet it does not reach the cloaca.

In the region of the pronephros the cells of the future transient-

---

1) This point is more fully discussed in a foot-note in a subsequent section. The above was written before a suspicion of the cessation of the nerves, where the embryonic body quitted the yolk-sac, became abundantly verified by observation in other embryos.

system are taking on ganglionic characters and a few short nerve-processes of some of the cells are encountered. A little posterior to the pronephric region there are a few transient nerves with a ventral extension as low down as the segmental duct, the total number of these is, however, very limited; and only some half a dozen were noted.

But the transient system as a whole is only in course of development, and there is as yet a marked absence of fully developed transient ganglion-cells on the cord. In the present embryo the migration of the future spinal ganglion-cells from the lips of the cord is not completed in that region in which the transient system first develops.

In embryo No. 551 (10,25 mm) five gill-pouches or clefts were externally visible. Of these the spiracular pouch appears to be about to rupture, and the first and second branchials are actually open. There are about 97 somites behind the gill-region. The auditory invagination is still widely open. The segmental duct terminates in the epiblast some distance in front of the cloacal region.

The most anterior transient nerve (on one side only) lies some 20 sections anterior to the commencement of the pronephros. Only 14 nerves were counted as yet developed in this embryo and of these only four seemed capable of resolution into pairs.

The ganglionic system and the nerves are only in process of development, and the number of cases of mitosis in which future members of the transient system are concerned affords striking evidence of this.

All the same it can be noted that there is a practical cessation of transient ganglion-cells at about the point where the embryo is leaving the yolk-sac.

Two figures from the present embryo are intended to show more especially the way in which the transient ganglion-cells strive towards the epiblast. In Fig. 76*a* the single ganglion-cell has spun its process (*n.p*) into direct touch with the epiblast. In the other figure (Fig. 76) several ganglion-cells have processes reaching to the skin. The latter figure also illustrates the intertwining or anastomosis of processes of centrally lying cells. It proves, as is in fact frequently enough manifested, that the centrally lying cells are in contact by means of a meshwork of nerve-processes.

Embryo No. 563 measures about 10,5 mm. The spiracular pouch is still closed, as is also the second branchial. Behind this there are

indications of two other pouches. Only one gill-cleft is actually open, i. e.: — the first branchial. There are about 106 somites. The auditory invagination is still widely open. The optic vesicles are somewhat constricted, and there is a very slight epiblastic thickening on the site of the lens.

The first traces of the transient system are encountered some twenty sections (of about  $\frac{1}{200}$  mm thickness) in front of the pronephros. Here they take the form of occasional ganglion-cells spinning out short processes, but, as the pronephros is being reached, ganglionic groups, forming extended nerves, are seen on the right side. A few sections further on a pair of such nerves is very prominent. In this row there are in all twenty-nine sections.

At the very commencement, i. e. in the first three sections of the following row, a pair of transient nerves, as fine as any of those depicted in the plates, comes to view, and in the remaining twenty sections of the row there are three other nerves on the right and a curious chain of ganglion-cells. The pronephros now terminates. The following row of twenty-two sections reveals a large transient nerve to the right side, and, 10 sections further on, a pair of such nerves. Both proceed from ganglion-cells projecting from the cord.

The fifth row of this slide reveals a spinning ganglion-cell like those of Fig. 78. In some of its sections the crossing or decussation of fibres on the top of the cord is quite obvious, as in Fig. 76. Then in the 8<sup>th</sup> section there is a long fine fibril extending down the outer side of the myotome on the right. And in the 17<sup>th</sup> and 18<sup>th</sup> sections the beautiful pair of nerves of Fig. 75 is contained. In all there are twenty-three sections in the row.

In the twenty-four sections of the first row of the next slide are the following: — A large transient nerve on the left with ganglion-cells at its basis, a spinning ganglion-cell, and, finally, in the next section a transient nerve, with ganglion-cells at its root, which possibly completes the pair.

In the second row there are twenty-two sections and three pairs of transient nerves. Of these the first has a coating of ganglion-cells at the root-end, whilst the other two are free from such cells and proceed from ganglion-cells on the top of the cord.

In the third row there is already an apparent diminution in the number of nerves; for in 33 sections there are only one pair of nerves with ganglion-cells at the root, a similar single one on the right, and, 18 sections from this, a fibril on the left.

In the 4<sup>th</sup> row a lengthy nerve occurs on the left side of the second section, and in the 19<sup>th</sup> section there is a plexiform nerve on the right. These are the only nerves in twenty-nine sections.

In the twenty-five sections of the fifth row only one fibril, on the right side of the 11<sup>th</sup> and 12<sup>th</sup> sections, was detected.

Finally, in the twenty-three sections of the last row there is practically a cessation of the nerves, only two short fibrils, both to the right, being noticed. The embryo at this point is leaving the yolk-sac, but is not yet quite off it.

In this slide there are in various sections plenty of short fibrils reaching to the skin, as in Fig. 76.

Transient cells, or rather cells developing into such, were also met with in mitotic division in this series.

The development of the system is perhaps not completed.

In embryo No. 552 (size about 10 mm) the number of somites could not be counted — there were probably about 100 present. The auditory organ is an open vesicle, and cells are being proliferated from its epithelium into the applied ganglionic mass.

The spiracle is still closed, the first and second branchials are open, the third is a pouch reaching to the epiblast, and the fourth a mere pouch not yet in contact with the skin.

The oesophagus behind the gill pouches is closed. The optic vesicles are constricted, and the invagination is just commencing. The epiblast is slightly thickened on the site of the future lens. The segmental duct does not yet reach the cloaca.

There are indications of the transient system a little in front of the pronephric region. These are met with some 25—28 sections before the first pronephric funnel, but anterior to this latter there appear to be vestiges of pronephric tubes.

The first well-marked transient nerve lies some 28 sections anterior to the first pronephric funnel, it is in the form of a fine fibril extending along the outer side of the myotome almost as far down as the level of the segmental duct. Eleven sections further back the top of the cord is seen to possess a cap of transient ganglion-cells.

These are the sole very obvious elements of the transient system anterior to the pronephros. In the following 21 sections in the beginning of the pronephric region there are two pairs of transient nerves, followed by a larger one, on the left side only, with ganglion-cells near its basal portion and others in its course under the epiblast.

In the next row of 28 sections there are four transient nerves,

of these three are on the left side and one only on the right. Of these only the second and third appear to form a pair, of which the one on the right is much bigger than its fellow.

In the next 26 sections there are again four transient nerves.

The first two of these lie on the left side and one of them is a fine one reaching down the length of the myotome. The last two, situated near the end of the row, appear to form a pair.

In the 23 sections of the succeeding row there are only two transient nerves, both on the left side, and the second is much the larger; it has ganglion-cells near its base, as well as one in its course under the epiblast.

Four transient nerves are seen in the 25 sections of the ensuing row; of these the two anterior may perhaps form a pair, the remaining ones lie both on the left side.

The next fact to be noticed is a decussation of fibres between centrally lying ganglion-cells, as in Fig. 76. Moreover, it should be mentioned that in this row there are two cases of mitotic figures of cells of the transient system. There is in this series of 21 sections only one transient nerve, and that a fine one, on the left side.

Altogether there are five transient nerves in 20 sections of the next row. The first of these lies to the right side, as does also the second. The third and fourth form a pair, of which the third is much larger than the fourth, although both have a prolonged course. The fifth nerve lies to the left.

After 20 sections more only one additional nerve has been encountered, it appears to be the last of the lot and lies to the left side. In the succeeding sections there are no nerves.

A summary of the nerves of this series is as follows: —

There are 21 nerves, paired or unpaired, in all, as well as many small fibres, there are 14 unpaired nerves on the left side and only 4 on the right. These are all that were seen in 211 sections of about  $\frac{1}{133}$  mm, i. e. the nerves do not extend over quite 2 mm of the embryo<sup>1)</sup>.

Embryo No. 564 (size about 10,5 mm) showed externally traces of five gill pouches or clefts. In the sections it is seen that of these the first and second branchials possess openings to the exterior, on one side the third branchial has opened, but it is still a pouch on the other. The fourth branchials are in the form of gut-pouches, and the spiracle is still without opening on either side. There are about

---

1) A very significant fact.

99 somites posterior to the last gill-pouch. In its other general characters the present embryo resembles No. 562.

In the sections there are indications of the transient system for some fifty sections in front of the pronephros, i. e. there are some ganglion-cells scattered here and there on the cord, and at times nerve-processes are encountered. These are not numerous.

With the commencement of the pronephros elongated transient nerves make their appearance; thus, 17 sections from the anterior border of the first pronephric funnel there is a pair of such. In the following 20 sections there are indications of three fibres, all to the right.

In the ensuing row of 19 sections there appear an elongated nerve to the right side, 4 sections further on a pair of spun fibrils, after yet other 3 sections an exquisite nerve (Fig. 88, Plate 26) passing from a basal group of ganglion-cells along the outer side of the myotome; after this a pair of fine fibres, and, finally, a single nerve fibre on the left side.

In the first row of the next slide the first four sections contain a pair of elongated nerves proceeding from ganglion-cells on each side of and outside (lateral of) the cord.

Five sections further back there is a second pair of such nerves, and then, in the remaining 17 sections, there are four nerves, two to the right alternating with two to the left.

One of these nerves is depicted in Fig. 87, Plate 26. Its composition reminds one of Fig. 24, but here the fibre is only in course of development. There are 27 sections in the row.

In the second row there is a single nerve (to the right) with ganglion-cells at its base. A little further on the crossing of fibres at the top of the cord, as in Fig. 76, is very obvious. One of the spinning ganglion-cells of Fig. 78 a—g, is followed by two "ganglionated" nerves, one to the right alternating with one to the left, which is 7 sections caudalwards; after other 6 sections there comes a nerve with ganglion-cells in the myotome and others under the epiblast.

There are 28 sections in this row.

The following row of 23 sections only contains two nerves, both to the right, and there is an interval of 13 sections between them.

Near the top of the next row of 24 sections lie one of the spinning ganglion-cells of Fig. 78 a—g, then in 3 sections a pair of transient nerves, and some 10 sections beyond this a simple (left) nerve.

The fifth row (20 sections) only reveals spinning ganglion-cells.

In the first row of the next slide (23 sections) there are two large transient nerves 22 sections apart.

In the following three rows of sections (70 sections in all) there are no large "ganglionated" transient nerves, but there are still ganglion-cells on the cord, and here and there short nerve-processes. In the third of these rows the presence of one or two longish fibres, stretching along the outer side of the myotome, should be mentioned.

The embryo is now just off the yolk-sac, and in the following row of 28 sections there is a total cessation of fibres and transient nerves to be recorded.

This proves that, when the embryonic body leaves the yolk-sac, the nerves of the system disappear.

Of this series it may be stated in general terms that it is a good one for demonstrating the transient nerves, which are as well represented as in No. 563. Sometimes, perhaps, the extension is not so great, but both embryos (Nos. 563 and 564) differ remarkably from No. 562.

It may also be remarked of No. 564 that there is a marked tendency among the transient nerves of this series to the formation of plexuses, and numbers of small short fibres passing to the epiblast, as in Fig. 76, are very apparent.

As already mentioned, embryo No. 419 exhibits very similar features to those recorded of embryo No. 410<sup>1</sup>). Like the latter it possesses many subepiblastic nerves of the transient system, and here also the nerves appear to pass in the direction of the yolk-sac. It is quite an easy matter to trace many of them beyond the segmental duct, often they are seen to lie closely under — even applied to — the epiblast in their course. In this embryo all such nerves met with were in the form of single fibrils without applied nuclei and with no intervening ganglion-cells.

One instance, out of many which might have been depicted, is that shown in Fig. 72, Plate 25.

The figure, like some already described, is a combination or reconstruction. Again in the sections the dorsal part of the cord possesses a crest or crown of transient ganglion-cells (*gl. c. c.*). From each side there project other ganglion-cells, which on the one hand

---

1) page 340.

remain in contact with those actually on the cord, and on the other pass into long nerve-processes (*s.n.*), the products of their own spinning activities. The two fibres could be followed just as far as, and no further than, represented in the figure. The one on the left comes to an abrupt end nearly opposite the segmental duct, whereas the other could be traced for some little distance further ventralwards.

## 2) Embryos of 12—13 mm.

In the first embryo (No. 180) to be described under this heading the characters of the transient nervous apparatus resemble in many respects those of No. 141, but the system, so far as its ganglion-cells are concerned, has made great progress in its development. Some of its conditions are so striking and remarkable that, were it not for the constant recurrence of similar appearances in a large series of embryos, one might be inclined to suspect some abnormality.

*R. batis* No. 180 measured 12 mm and possessed about 111 somites behind the last gill-cleft. Of the gill-pouches all six are present, all but the last have openings to the exterior, and there are external gill-buds on two arches.

The neurenteric canal is still persistent — it does not disappear until the last somite has been formed.

In the eye the front wall of the retina is thickened and invaginated into the posterior wall. The lens has the form of an epiblastic thickening projecting into the optic cup.

The paired fins are appearing as bud-like outgrowths of the body wall. The segmental duct reaches as far as the cloaca, but does not open into it, being fused with the epiblast in front of the cloaca. Like No. 141 the series contains abundant "primitive ova" in the region where the sexual organs will arise, but here there are none in the somatopleure, which is actively proliferating formative tissue into the limb-outgrowths and for the cutis.

Several sections from the series are figured on Plate 24. (Figs. 51, 52, 53, 54 and 55).

Fig. 51, one of the most anterior, is also one of the most noteworthy of these figures. As the drawing shows, there are within or upon the cord (in which the "Randschleier" of His has begun to be formed), five large ganglion-cells in the usual position. On the left side, and out from the cord, there project five other similar ganglion-cells (*w.gl.c*) forming a chain, the one end of which is applied to a short stumpy process of the outermost of the five central cells, while

the other end, by means of a process of the external ganglion-cell, extends over the tip of the myotome. This chain of applied ganglion-cells is, as the sequel will prove, hardly to be looked upon as merely a number of cells caught in the act of migrating outwards from the spinal cord. Similar chains exist in much older stages, and of such many only differ from the present one in the respect that in them the bridge is not solely composed of ganglion-cells, but that there are one or more axis-cylinders forming part of it. In Fig. 53 there is another somewhat one-sided group of six centrally-lying cells, and, in addition, a seventh one (*sp. c*) excentric in position, which is just beginning to spin a process in the direction of the epiblast.

In the next figure of the series (Fig. 52) a number of central ganglion-cells are again encountered, of these one has a process, which can be followed to the myotome, running behind and closely applied to two ganglion-cells (*w. gl. c*) placed bluntly end to end. Of these two cells the one is in touch, by means of its nerve-process, with its central fellows, the other possesses a process pointing in the opposite direction over the myotome.

Of another section no drawing is given, because it exactly resembles Fig. 46 from a different series.

Fig. 54 next calls for attention. In it one sees the long nerve-process of a central cell — a process which differs from that in the next figure in that near the myotome it becomes applied to a ganglion-cell (*gl. c<sup>1</sup>*). The last figure (Fig. 55) from the series is a combination of the appearances met with in two consecutive sections. It is intended to show among other things that the transient system has in this embryo not yet reached the maximum of its development. The summit of the cord is still in a state of unrest, as demonstrated by the half-developed wandering ganglion-cell (*w. gl. c*) just beneath the epiblast, and also by the cells projecting from the cord to the right of the figure. On this side also there is a large wandering ganglion-cell (*w. gl. c*) in close association with the cells of the spinal ganglion. The figure was chosen out of many which revealed this unrest chiefly on account of the short axis-cylinder process, with embedded nucleus, which passes from among the ganglion-cells in the cord upwards, until it touches the epiblast. The figure was made into a combination so as to put in it the long naked axis-cylinder process (*n. p*) of a central ganglion-cell which was present in the section following that originally drawn. This process becomes lost to sight among the cells forming the tip of the myotome.

An analysis was made of twelve rows of sections of this series, beginning with one in which the most anterior pronephric funnel was cut through and ending some little way in front of the point where the ganglion-cells ceased.

In all there were about 214 sections of about  $\frac{1}{133}$  mm contained in these twelve rows, and in every section ganglion-cells were encountered. Often there were five or six in each section, occasionally they were reduced in number to two or three.

Some idea can thus be gathered of the great abundance of the cells in the region, to be afterwards defined, in which they occur in the early embryos of *R. batis*.

As compared with embryo No. 141 the poverty in sub-epiblastic nerves is a noteworthy feature of the present embryo. And this leads at once to the remark, which occurs to one after the examination of several embryos of *R. batis* ranging in size from 8 to 12 mm, and also of such which, even when apparently of the same age, vary in their characters, that the transient system develops independently of the development of the embryo.

To repeat, this series (No. 180) exhibits no remarkable advance on No. 141 except in the number and state of activity of the ganglion-cells. Of these there appear to be many still *in statu nascendi*. The transient nerves, though pretty numerous, offer nothing like the pictures described from Nos. 141, 410 and 419.

For the rest, the ganglion-cells are now acquiring capsule-cells from other elements of the summit of the cord as shown in Fig. 55.

Embryos Nos. 156 and 157 (11—12 mm) are almost of the same age. In No. 156 the number of somites is about 100, and external gill-buds are present on two arches, the last two pouches do not open to the exterior, there are external gill-buds on three arches and about 104 somites posterior to the last open gill-cleft could be counted.

The optic cup is invaginated and, while in No. 157 the lens is becoming invaginated, in No. 156 it is already a vesicle. In both the neurenteric canal is still open. No. 157 forms a series of transverse sections, No. 156 a series of horizontal ones. From the latter a portion of a section of the summit of the spinal cord is represented on Plate 27 Fig. 99. The crowding of the transient ganglion-cells is better revealed by some other figures of horizontal sections. Here they are not very numerous. A projection of ganglion-cells (*sp.c*) in the act of spinning will be noticed, as well as a small group of such, not connected in the present section with those on the cord.

On Plate 26, Fig. 79 several ganglion- and nerve-forming cells from this series, as well as one from another, are sketched. They will not be described now, as their consideration belongs more properly to another stage of the paper.

In embryo No. 157 the transient system is well developed, and numerous sub-epiblastic nerves are present. Only two figures from the series are to be found in the plates (Plate 22, Fig. 21, and Plate 24, Fig. 45).

Fig. 21 affords one of those instances, where of two transient nerves one may be a simple spun fibril, while the other may have one or more ganglion-cells applied to it.

To the left in Fig. 21 the former condition of a simple fibril is presented to us, while to the right the apparently corresponding nerve has no fewer than seven transient ganglion-cells of various sizes applied to it. Another example, almost exactly similar, was noticed in a section further along in the same series.

Among the reconstructed figures sketched for the present contribution one of the most remarkable is Fig. 45, Plate 24. This was put together from three consecutive sections. The reader may kindly bear in mind that at present we are dealing with facts, or what after repeated examination of the same sections and verification appear to me to be facts. For purposes of symmetry a ganglion-cell (*gl.c*<sup>1</sup>) has not been drawn in the myotome of each side, the two actually are present in the myotomes in the positions assigned to them in the figure. It is significant that this should be so, but it is one of those little trifles about the transient apparatus pointing to a former higher organisation and better symmetry of the transient system than it now presents to our incredulous vision. This is a matter which would call for further discussion, and at this point the statement may not be uncalled for that, taken as a whole, even in *Raja*, the system would appear to be no longer in the prime of its *quondam* condition at any stage of the individual development.

Reverting to the figure (Fig. 45), the two ganglion-cells, one in each myotome, have been commented upon. Then, there are the central ganglion-cells on the spinal cord, and from these on each side there passes a sub-epiblastic nerve (*s.n*). As in previous cases the two nerves are of course filled in only as far as they were actually followed. They are not so simple as some of those on Plate 23. The one to the right has applied to it a ganglion-cell, lying near the tip of the myotome and connected with the centre by means of its own

nerve-process. That on the left is more difficult of analysis. It would appear to be a simple fibril to which are applied three ganglion-cells, two, and perhaps all, of which have their own fibrils running to the centre.

In an embryo of 13 mm (No. 198) the fourth and fifth branchial pouches have not opened to the exterior, and 100 somites were counted. The lens is in the form of a projecting knob of epiblast. The segmental duct has not reached the cloaca.

The transient nervous apparatus in this embryo is hardly as far developed as in Nos. 410, 411 and 419. A second embryo of the same size (No. 431) was preserved in FLEMMING's osmic mixture and stained with haematoxylin. In it the lens is just being constricted off from the epiblast. External gill-buds are appearing, the lateral line thickening reaches only slightly posterior to the gill-region, while the segmental duct extends as far as the cloaca. The paired fins are obvious in the form of outgrowths of the side-wall of the body. The transient nervous apparatus shows characters similar to those described in No. 410, etc., and sub-epiblastic nerves are present, being in this case deeply stained.

### 3) Embryos of 17—20 mm.

*R. batis* No. 343 measured 17 mm and about 133 somites were noted as present. The lens is still connected with the epiblast, but the optic cup is invaginated, the anterior wall being now thicker than the posterior. There are five gill-clefts open, in addition to the spiracle, and on three arches external gill-buds. The paired-fin out-growths are fairly large, their muscle-buds are constricted off from the myotomes, and already partially within the outgrowths. The segmental duct ceases in the skin on each side just near the opening of the cloaca; it has as yet no connection with the latter. The oesophagus is now solid for some distance posterior to the gill-region.

The neurenteric canal still exists, but it is near the period of closure — in the companion embryo (No. 344), which was accidentally destroyed by one of my students, it was in process of closing. Transient nerves are first noticeable in No. 343 behind the pronephric region. The first to appear are several fine nerves, spun by central ganglion-cells, and roughly in correspondence on the two sides of the body.

A little further back two nerves are met with, one on each side, which in their general characters resemble those described in embryo No. 410, but they have also stretches of ganglion-cells applied to

them. Then follow several simple fibrils on each side like those already mentioned. Of these one is shown, after reconstruction, in Fig. 28. The nerve is a process of a central ganglion-cell, its course is along the outer side of the myotome, and there are three ganglion-cells (*gl.c*<sup>1</sup>) applied along its lower border.

From the following row of sections Fig. 30 is taken. Here a similar nerve makes its exit from the summit of the cord, then, becoming invested with ganglion-cells (*w.gl.c*), both above and below, and arching over the myotome, in the succeeding sections its sub-epiblastic course can be followed for some distance. The ganglion-cells do not form merely a cover for the nerve, those nearest the cord appear to be in connection with cells of the centre.

A reconstruction of three sections not far in front of that shown in Fig. 30 is afforded by Fig. 29. In or on the cord there are here three ganglion-cells (*gl.c.c*), one of which gives off a nerve-process forming one element of the complex sub-epiblastic nerve (*s.n*) of the figure. The rest of this nerve appears to owe its formation to the nerve-processes of three ganglion-cells lying in the mesoderm, and the nerve thus produced arches over the myotome and passes along its outer side just beneath the epiblast. This is, however, not all. There is also a ganglion-cell applied to the nerve as it nears the myotome, and still another (*w.gl.c*) some distance along just beneath the epiblast. The figure also reveals yet another ganglion-cell (*gl.c*<sup>1</sup>) lying in the outer epithelium of the myotome. This latter cell is re-drawn under higher magnification in Fig. 26.

After the nerves of Fig. 30 there follow several simple "spun" nerves in the same row of sections. One of these cases is worth mentioning, because on the one side there is a nerve-fibre free from ganglion-cells, while the corresponding nerve of the opposite side of the body has a number of ganglion-cells applied to it.

From this series there still remains Fig. 31 for description. Here there is a ganglion-cell (*w.gl.c*) near the tip of the myotome. This bipolar cell has nerve-processes extending in two directions. The one passes over the tip of the myotome, whilst the other appears to be really applied to a short process of one of the four central cells (*gl.c.c*). It is only correct to speak of two processes for purposes of description, for in reality the fibre appears to pass continuously right along the ganglion-cell. For purposes of comparison a very similar drawing from another embryo of 20 mm (Fig. 35) is placed just beneath Fig. 31.

Another embryo of 17 mm (No. 507) is very similar in the average of its characters, including those of the transient system.

I pass over two other embryos, of 18 and 19 mm respectively, because no sections from them have been figured, and, more particularly, because they present no very noteworthy features in the transient system. There is a disadvantage as well as a god-send in securing an extensive embryological material for an investigation. A wealth of this kind is not always an unmixed blessing, for it is difficult to decide that the work has gone far enough for final publication, even after years of labour, when the supply of interesting material, which may still, it is hoped, throw fresh light on the subject, is unexhausted. In such cases the observer may be exhausted long before his prepared material. The reader must not suppose that the embryos described are the sole ones that have been studied — had it been needful to have delineated all those examined, the difficulty experienced in getting done with the research would have become well-nigh an impossibility.

Embryos of 20 mm demonstrate practically the same features in the transient system as some of those of 21 mm and upwards to be described presently. From one such embryo (No. 48) Fig. 35, pl. 23 is taken. What is depicted is of some little importance in view of subsequent theoretical considerations. As in Fig. 31, previously described, there is a bipolar ganglion-cell (*w.gl.c*) of the transient system lying in the "mesoderm" just upon the cells of a spinal ganglion. Each end of this ganglion-cell is spun out into a long nerve-process, the one of these processes being in touch with ganglion-cells in the cord, the other arching over the myotome. In this instance, as the finest lenses reveal, there is no continuity of the two axis-cylinders through the cell, such as is demonstrated by Fig. 31.

#### 4. Embryos of 21—25 mm.

The first embryo (No. 189) to be mentioned calls for no detailed consideration, as only one section from it is figured (plate 24, Fig. 56). This embryo measured nearly 21 mm. Small external gills are present on all five of the posterior arches<sup>1)</sup>. The neurenteric canal has not yet vanished, but is near the point of doing so. In the whole embryo

---

1) *Raja* embryos never at any period possess external gills on the mandibular arch in connection with the spiracle. JOHANNES MÜLLER noted this fact in 1840 (see "Ueber den glatten Hai etc.", in: Abh. Akad. Berlin, 1840, p. 250).

45—46 muscle buds were counted on each side as passing into the paired fins. No traces of unpaired fins are present. Fig. 56 has already been published as fig. 6 of the preliminary paper (No. 3). It was there described as not an isolated instance of the occurrence of ganglion cells in the regular epithelium of the myotome in *Raja*, and this statement is abundantly borne out by figures of the present plates. The two cells (*gl. c*<sup>1</sup>) here sketched form in fact two members of the outer epithelium of the myotome, and it is possible that they may have developed there. No processes were found connecting them with other elements of the transient system.

As typical of the general characters of embryos of 21—25 mm embryo No. 192 may be described more fully. In this embryo, which measured 22 mm when embedded, the neurenteric canal had just closed. The muscle buds to the paired fins are forked, and as yet the unpaired fins give no signs of existence. The lens is a vesicle, quite separated off from the epiblast, and its posterior wall has begun to thicken. The same process is also commencing in the retina. On the posterior arches the external gills are very small. Behind the branchial region the oesophagus is solid. The lateral line thickening ceases closely behind the last cleft. In passing, it may be remarked that in embryos of 21—25 mm the lateral line has an extension varying very much in amount in different embryos; in some it ends just behind the gills, in others it stretches half-way along the trunk.

The series under review offers no great degree of development of sub-epiblastic nerves, though indications of such are to be seen here and there. A close analysis was made of the sections of this embryo, some of the results of which will be recorded after the description of the five figures relating to No. 192. The figures in question are Figs. 38 and 39, plate 23, Fig. 42 and 43, plate 24, and Fig. 81 on plate 26. In the first of these (Fig. 38) there is a transient ganglion-cell (*gl. c*<sup>1</sup>) lying in the apex of the myotome, from this cell a long axis-cylinder process (*n. p*) could be followed nearly into the top of the spinal cord, — it would there end in contact with one or other of the central ganglion-cells shown in the figure. The drawing is a combination from two sections. The following figure (Fig. 39), again composed from two consecutive sections, offers a good example of applied ganglion-cells. There is a certain incompleteness about it, conditioned by the circumstance that the chain of cells and nerves was severed into two portions. Thus arose the break in the con-

nection with the central cell — a break which it has not seemed fitting to fill in from the imagination.

The figure shows three ganglion-cells (*w.gl.c*) resting on the cells of a spinal ganglion. In passing, it is interesting to remark how frequently one meets with this phenomenon. Of the three cells the largest one is turned towards the cord, and would have a connection, in some form or other, by means of its nerve-process, with the axis-cylinder of the cell lying in or on the cord. The two outer cells are applied to the blunt end of the former cell, and one of them has a nerve-process passing in the direction of the myotome.

In the remaining figures (Figs. 42 and 43, plate 24) from the series we again encounter cells in close topographical relationships with cells of the spinal ganglia. Fig. 42 — a combination of what is met with in two sections — furnishes a very curious drawing. There are two transient ganglion-cells in the myotome (*gl.c*<sup>1</sup>); of these one lies at the apex, the other embedded in the outer epithelium of that structure. Applied to the former of these cells is a ganglion-cell, whose axis-cylinder process cannot be traced far, but in contact with this cell in its turn a fourth ganglion-cell is seen with nerve-process (*n.p*) passing into the top of the cord.

The other figure on plate 24 (Fig. 43) resembles Figs. 31 and 35. In it a large ganglion-cell (*w.gl.c*) rests on cells of the spinal ganglion. It is bipolar, and its two nerve processes pass one in the direction of the myotome, the other towards the spinal cord. In this instance the axis-cylinder does not appear to pass right through the cell. The other two figures from the series do not require description at this stage; they will be dealt with in another connection.

The centrally-lying ganglion-cells of the transient system, as depicted in Fig. 42, are now provided with capsule-cells (*c.c*) in close application to the ganglion-cells.

The most striking features of the apparatus in this embryo are 1) the number of groups of ganglion-cells, often like those of Figs. 43 and 53 in some respects, lying in the mesoderm; 2) the frequent position of such groups in the immediate neighbourhood of the spinal ganglia; 3) the absence of any strongly pronounced development of sub-epiblastic nerves, although, as already stated, such are not entirely wanting; and 4) the number of nerves which are processes of single ganglion-cells.

From another embryo (No. 453) of the same size as the above, — an embryo preserved in potassium bichromate and osmic acid, —

Figs. 50 pl. 24 and 69 pl. 25 are taken. In this embryo the lens and retina are more developed than in No. 192, and the lateral line extends further back. Fig. 50, plate 24, shows three transient cells in the cord, one of which sends off a long axis-cylinder process (*n.p*) along the outer side of the myotome. Apart from the differences brought about by another mode of preservation, this embryo shows much the same as the preceding one. As in it sub-epiblastic nerves are not a marked feature. These conclusions may be gathered from a long analysis in my note book — an analysis which need not be transferred to this paper.

Fig. 69, pl. 25 may be briefly mentioned at this stage. It depicts a large, apparently degenerate, cell (*d.c*) lying near the ventral portion of the central canal of the cord. It is filled with large particles, of a fatty or yolk nature, probably fatty, blackened with osmic acid. Similar structures have been encountered in several other embryos, more especially in very young embryos, but also, as in this instance, in embryos in which yolk may no longer be expected to occur in the cells. Such cells are always of large size, they are also met with in embryos in which osmic acid did not form a factor in the preserving fluid, and they put in an appearance in very varied regions. Thus in early stages they are met with in and among the various layers, sometimes in the somatopleure, or in the splanchnopleure, and even in the fore-brain as in Fig. 70.

Passing now to embryos of 25 mm, the general characters of three (Nos. 201, 202, 203), of about the same age, will be briefly defined. Forked muscle-buds from about 46 somites on each side are present in the paired fins. The first traces of the two unpaired caudal fins are apparent, but as yet these are unprovided with muscle buds. The external gills on the two posterior arches are very short, larger on the other three. The neurenteric canal no longer exists. In these three embryos the lateral line thickening extends for about 3 mm posterior to the auditory capsule, and ceases near the anterior ends of the paired fins. From these embryos figures of one horizontal section (Fig. 73) and of three transverse sections (Figs. 46, 47 and 86) will be explained.

Figs. 46 and 47, pl. 24, from embryo No. 201, may be referred to as showing the condition of the centrally-lying transient ganglion-cells at this stage. They are still plump and well-nourished, with granular protoplasm, a large nucleus with granular contents and several highly refractive nucleoli. Capsule-cells (*c.c*) closely embrace each ganglion-cell

as shown in the figure (Fig. 47). The extension of the transient system at this stage will be recorded presently. Fig. 46, pl. 24 offers another instance of those bipolar ganglion-cells of the apparatus which, lying in the mesoderm, are connected with the centre by means of one of their nerve-processes, whilst the other process is directed over the tip of the myotome.

On the other hand Fig. 47, pl. 24 may be taken as typical of many sections in various embryos. Three centrally lying ganglion-cells (*gl. c. c*) are depicted in the figure, from one of these a long fine axis-cylinder (*n. p*) can be seen and this, when followed, is observed to pass over the tip of the myotome, there to become a sub-epiblastic nerve of greater or less extension.

Another figure from the series (Fig. 86, plate 26) demonstrates something with which the reader is already familiar — a ganglion-cell (*gl. c<sup>1</sup>*) embedded in the myotome. In this instance there appeared to be no nerve in connection; that is, the cell neither gave off processes, nor was it in contact with the axis-cylinder of another cell.

From a small portion of a section of the horizontal series No. 202 the Fig. 73 of plate 25 is taken. The section passes through the summit of the spinal cord, and, as the myotomes of one side are drawn in, it will be recognised that the figure depicts ganglion-cells for a range of four myotomes. From this series of horizontal sections it was calculated that in the region of each somite at least twenty ganglion-cells of the transient system were met with on the cord. This is, of course, in the region of the body where the system is concentrated in *Raja* embryos. The extension of the apparatus at this period, as determined in the horizontal sections of embryo No. 203, is as follows. The ganglion cells begin to put in an appearance opposite the sixth somite from the auditory capsule. They are very numerous opposite the 11<sup>th</sup>, 12<sup>th</sup>, 13<sup>th</sup>, 14<sup>th</sup>, 15<sup>th</sup> and 16<sup>th</sup> somites, and remain so until about the 26<sup>th</sup> somite. Then they become fewer, and end somewhere about the region of the 31<sup>st</sup> segment of the trunk.

In embryo No. 156, 12 mm, the extension was not so easily determined, but it appeared to be over the region of about 25 somites.

In the words of the preliminary paper, referring to embryo No. 203, "anteriorly, from segments 6 to 10, these cells are few in number, then, from segments 11 to 26, they come in crowds of 3, 4, or more to each side of the body in nearly every transverse section, intervals of crowding alternating with others in which they are more sparsely collected. Finally, they diminish from the 26<sup>th</sup> segment

backwards, and disappear about the region of the 31<sup>st</sup> metamere" <sup>1)</sup>). As stated there this only holds for those cells of the transient system of *Raja* first developed.

Reference may next be made to the figure (Fig. 89, plate 26) of a portion of a median vertical section from an embryo (No. 220) of 24 mm. This may also be compared with the as yet undescribed figure (fig. 13, tab. 22) of DOHRN's memoir (No. 5).

Both figures show very similar things, but probably DOHRN's one relates to *Scyllium* or *Pristiurus*, at any rate this may be concluded from the paucity of the ganglion-cells in the figure.

In Fig. 89 an attempt has been made to render faithfully the number of ganglion-cells met with in the particular section without diagrammatically increasing or decreasing the total. Better than either transverse or horizontal sections such a one as that here figured illustrates the massing of the ganglion-cells in that region of the cord in which they are most numerous.

Reverting to the notes of series No. 201 it should be stated that in this embryo the transient system exhibits no specially high degree of development. Sub-epiblastic nerves were not noticed, except such as had no great extension. Simple nerve-processes of ganglion-cells are, however, fairly numerous.

Another figure (Fig. 97, plate 27) from an embryo (No. 442, 25 mm) treated with FLEMMING's reagent, perhaps furnishes a better idea of the topography of the transient ganglion-cells as demonstrated by horizontal sections. The total length figured is approximately 0,5 mm, and in that there are seen to be about 100 ganglion-cells, leaving out of account others which lie more superficially or more deeply. A smaller portion is drawn with greater accuracy in Fig. 91.

Before proceeding to the consideration of another set of embryos, Figs. 96 and 98 pl. 27, parts of horizontal sections of an embryo of 28 mm (No. 529), may be briefly described. The first of these (Fig. 96) depicts a number of the centrally lying ganglion-cells, and also two very curious nerve-ganglionic plexuses. As its main importance is, however, to be viewed the circumstance that it proves the central ganglion-cells to be in close communication and connection by means of a mesh-work of processes. For the rest, the figure also demonstrates how simple and primitive the axis-cylinder processes may be by which groups of extra-medullary ganglion-cells communicate with

---

1) No. 3, p. 193.

the centre. Two such groups and their nerve-processes are depicted in the figure, and in Fig. 98 there is another similar group to be seen.

#### 5. Embryos of 33—37,5 mm.

A few of the general characters of such embryos are as follows. The embryo is still growing in length, and as yet but little in width, for the fins have not yet begun that lateral expansion which in later stages causes *Raja* embryos to differ so markedly in appearance from most other Elasmobranch embryos; in other words, at present the embryo is still more rounded than flattened. The external gills of the five arches measure from 1,5 to 2 mm in length; in comparison with those of embryos of double the size they are still very small. The two unpaired caudal fins — the only unpaired ones which ever appear in *Raja* — are developing, and muscle-buds are being given off into them.

From embryos within the above dimensions sections have been figured from No. 209 (34 mm), No. 219 (37,5 mm) and from horizontal series of Nos. 435 and 214 (33 mm). Figs. 36 and 37 (embryo No. 209) on plate 23 may firstly be referred to in connection with the question as to the condition of the centrally-lying cells of the transient system at this stage. These appear to be as large and well-nourished as ever. The protoplasm is granular, the nucleus large, and there are in each nucleus two or more large refractile nucleoli. In short, they exhibit as yet no signs of degeneration. Capsule cells are of course present as in earlier stages, and, moreover, such cells are now found closely applied to those ganglion-cells of the transient-system which have found a resting-place in the mesoderm. The nerves of the apparatus are numerically as well represented as ever, and, as depicted in Figs. 36 and 37, they, too, now may have nuclei applied to them at intervals in their course. In this connection Fig. 37 may be cited. Here is to be seen a nerve (*s.n*) whose beginning in a ganglion-cell was not ascertained; but it will be noticed that in its course over the tip of the myotome this nerve has nuclei applied to it. A similar nerve on the opposite side has a thick coating of ganglion-cells. In Fig. 36 one section only was drawn and thus only small portions of the two nerves were obtained, but sufficient of it is there to demonstrate the "capsule-cells" (*c.c*) on both nerve and ganglion-cell.

The remaining figure from embryo No. 209 is Fig. 74 on plate 25. This figure was carefully drawn under the best lens at my disposal,

viz, a very fine 2 mm Pantachromatic by LEITZ. It is a sketch of a bipolar ganglion-cell (*w.gl.c*) having one process passing to the central cells, whilst the other proceeds outwards in the direction of the myotome. Before getting there it terminates in a blunt rounded end, and in the substance of the axis-cylinder at this point the nucleus of what may be termed a nerve-forming cell is embedded.

From embryo No. 219 (37.5 mm) Figs. 44 and 49 on plate 24, and Fig. 101 on plate 28 are taken.

Dealing with the latter figure first, the ganglion-cells in the cord are still in the condition ascribed to those of No. 209, that is to say there are as yet no signs of degeneration. Indeed, what was said concerning Fig. 36 holds *ceteris paribus* for the rest of Fig. 101, for the two figures are exceedingly alike.

Of the other two figures, Fig. 49 is intended to represent a portion of a transient nerve-fibre (*n.p*) with three nuclei embedded upon it, whilst Fig. 44 will be cited again subsequently as an interesting example of the "degradation" of a bipolar ganglion-cell to the condition of a nerve-forming cell. Fortunately the fibre, of whose nervous nature no doubts could be entertained, could be drawn, as in the figure, from one section without the necessity of reconstruction. The nucleus in the middle would appear to have the nature of that of a reduced ganglion-cell. This will be more obvious in the sequel, when a series of figures shall have been compared together.

From the series of horizontal sections of embryo 435 (33 mm) Figs 82 (plate 26) and 100 (plate 27) are drawn. The first of these, Fig. 82, serves as one proof out of many of the multipolar nature of the transient ganglion-cells roofing in the cord. How many of these processes are nervous and how many dendritic? Personally I incline to a belief that several processes of one of these transient ganglion cells may be nervous in nature. The apparatus is such a lowly organised form of nervous mechanism that one may not expect the high specialisation of its component cells which characterises, for example, ganglion-cells in the nervous system of the adult *Raja*.

The other figure (Fig. 100, plate 27) reveals a clump of ganglion-cells which projected from the highest level of the cord into the mesoderm. On the one hand there was a nerve-root reaching into the cord, and on the other a somewhat "dendritic" arrangement of axis-cylinders proceeding from the ganglion cells and spreading out in the mesoderm. Probably, however, there is no actual branching of these axis-cylinders, and, if the complex were resolved into its com-

ponents, each process would find its starting-point in one or other of the ganglion-cells. Figs. 82 and 100 are from sublimate preparations, whilst those of embryo No. 214 (Figs. 83 and 92) originate from a period when RABL's picric-platinum-chloride mixture was the only reagent employed in preservation. There is little to describe in these two figures. Fig. 92, pl. 27 shows a number of the transient ganglion-cells from the summit of the cord in embryo No. 214 (33 mm) as seen in horizontal sections. No processes are shown, a deficiency made good by Fig. 82, pl. 26, but from the figure some idea may be obtained of the nuclear contents, and also of the topography of the cells. Fig. 83, plate 26, is once more an example of a "mesodermal" bi-polar ganglion-cell of the transient system.

Owing to certain disturbing factors, i. e., the great abundance of sub-epiblastic connective tissue, and the numerous nerve twigs and developing branches of spinal and lateralis nerves, it is difficult to be sure that these simple nerves have really disappeared entirely. From this to later stages the investigation of the transient nerves becomes increasingly laborious.

## 6. Embryos of 42—45 mm.

Under this heading three embryos will be dealt with. The measurements are: — No. 227, 42 mm, No. 229, 43 mm, and No. 237, 45 mm.

No. 229 measured from head to pelvis, both included, 15,5 mm. General characters: The thymus-elements<sup>1)</sup> are still attached to the epithelium of the gill-clefts as pear-shaped structures.

The external gills vary in size from 5 mm in No. 227 to 7 mm in No. 237. In all the oesophagus is still closed. The embryos are practically identical in the characters exhibited by the transient system.

Owing to growth backwards of the gill-region, the ganglion-cells appear for the first time opposite its posterior part, and extend well into the region opposite the beginning of the genital organs. Capsule cells are present in connection not only with the centrally lying ganglion-cells, but also with such ganglion-cells as lie singly or in

---

1) The thymus thickenings first appear in embryos of 20—21 mm, the proliferation of leucocytes begins in embryos of 26—29 mm, and the elements become freed from the gill-epithelium in embryos of 70 mm or thereabouts.

groups in the mesoderm. The simple spun fibrils of earlier stages are now but rarely met with, the nerves of the system have become more complicated. Sub-epiblastic nerves attain a high degree of development. In short, taking all its characters into consideration, the transient apparatus of ganglion-cells and nerves has reached its culmination-point. This it will retain for a short span of time — “drest in a little brief authority” — and then the long slow process of degeneration will be initiated <sup>1</sup>).

With the commencement of the ganglion-cells in the branchial region, as defined above, their number is not large: over a great many sections they occur in ones and twos, presenting nothing worthy of special remark. Still further back, just in front of the heart and then beyond it, the cells become far more numerous.

The central cells, provided with capsule-cells, are still as vigorous and thriving as in previous stages (Figs. 40 and 102). The cell body is plump and the nerve-processes are as strongly developed as of yore. The nucleus and its contents furnish as yet no evidences of degeneration. In addition to the central cells, and those found here and there in the mesoderm, ganglion-cells, embedded in the muscle-substance of the myotome, are pretty frequently encountered. Two of these from embryo No. 229 are depicted in Fig. 64, plate 25 (*gl. c*<sup>1</sup>). Such cells no longer appear to be in connection with nerves in any of the instances seen — a circumstance accounted for perhaps by the obvious degenerative characters which they present. Their outlines are somewhat irregular, and with carmine stains the cell-body takes on a dull yellowish-brown colouration. No processes can be made out, and, in some instances, degeneration appears to have gone forwards so rapidly that a nucleus is not apparent (Fig. 59, pl. 25 *gl. c*<sup>2</sup>). When the nucleus can be resolved, one or more unhealthy-looking nucleoli are also in evidence.

These cells are by no means rare in embryo No. 229, in others of about the same size, and in older ones. Often they crop-up in twos and threes in a single section.

A curious group of possibly degenerated, “lost and strayed” elements of the transient system is indicated by the numeral 3 in Fig. 58, plate 25, in the immediate neighbourhood of the lateralis nerve.

---

1) The process is far slower in *Raja* than in some other forms, where the months of the proceeding in *Raja* are represented by days.

Under a high magnification<sup>1)</sup> the same group is drawn again in Fig. 60. The components are stained a rose colour with picrocarmine in the section. As many cells as figured could be made out in the clump, their outlines were anything but clear and the nuclei very indistinct. Their characters can hardly be termed "ganglionic", but there is an indefinable something about them, which stamps them as degenerated ganglionic elements.

The same combination drawing (Fig. 58) also marks at *gl.c*<sup>1</sup> the site of a true ganglion-cell. As can readily be observed, it lies not far removed from the lateralis nerve, and is closely applied, as reconstruction proves, to a transient nerve trunk.

This cell is again figured under ZEISS' obj. F in Fig. 61, and the contrast of this actively living element of the transient system with such a degenerated one as that figured in Fig. 59 (the position of this is marked *gl.c*<sup>2</sup> in Fig. 58) is very obvious, and need not be dilated upon.

The Fig. 61 is not an isolated instance of transient ganglion-cells in the neighbourhood of the lateralis nerve; there are others in both the embryos Nos. 229 and 237.

The transient nerves are well represented in embryo No. 229, but they are very difficult to follow; hence in writing the preliminary paper many parts of them were overlooked. They always take their origin either from centrally lying ganglion-cells or from groups of such cells situated in the mesoderm. Except when ganglion-cells are applied to them somewhere or other along their course, these nerves always present similar characters. They are non-medullated nerve-fibres, a very few of which make up a nerve, and nuclei are pretty liberally applied to the trunk along its course (Figs. 63, 66 and 67, plate 25). These appear to be more numerous when, as in Fig. 67, the nerve is piercing the myotome. The usual course of sub-epiblastic nerves is shown in Figs. 62 and 65 of plate 25, and, under higher magnification, portions of such nerves are depicted in Figs. 63, 66 and 67. Proceeding from central cells they pass outwards towards the myotome, piercing this near its apex, and then, lying closely applied to the outer side of the myotome and just beneath the epiblast, they continue their course, and can be traced in embryo No. 229 nearly as far ventralwards as the lateralis nerve. Their mode of

---

1) A LEITZ 2 mm pantachromatic oil immersion. The reduction to two-thirds size in the process of lithography must be borne in mind.

ending appears to be "free". Almost always such nerves occur in pairs, but the intervals of their origin are somewhat irregular, and hence it is out of question to think of assigning to them segmental rank.

In describing Fig. 59 it was stated that other degenerating ganglion-cells were to be found in the myotomes. In addition there are still some met with in this position which exhibit as yet no marks of atrophy. Two of these, from two adjacent rows of sections will be found depicted on plate 27, Figs. 93 and 94 (*gl. c*<sup>1</sup>). Both cells are nearer the outer than the inner layer of the myotome, a fact about the occurrence of such cells which has been established for previous cases. That in Fig. 93 appeared to be unconnected with any other elements of the transient system, while the one in Fig. 94 was probably in touch with a transient nerve.

At this point Fig. 85 on plate 26 may also be briefly referred to. It represents a portion of the epiblast and of a myotome, of a *R. radiata* embryo (No. 236) of 33 mm. As embryos of this species are smaller than corresponding ones of *R. batis* at any period of the development, this embryo, in the actual phase of its development, is not far removed from embryo No. 229. In the layer of the myotome next the epiblast, and some distance from its apex, there appear to be four ganglion-cells. Of the nature of the lowest and largest (*gl. c*<sup>1</sup>) of these there can be no doubt — it is apparently a normal healthy ganglion-cell of the transient system. Regarding the other three (*gl. c* 2—4) one cannot speak with such certainty; their outlines are somewhat blurred, and — even with the excellent LEITZ lens — their nuclei indistinct, far more so than appears to be the case from the figure.

But there is little doubt to my mind that they are degenerated elements (which have possibly not functioned at all in this embryo), of the transient system. Embryos Nos. 227 and 237, notwithstanding differences in size between them, furnish practically the same appearances in their transient system as No. 229. But in embryo No. 237 the central ganglion-cells do not look quite so healthy as in No. 229. As will be pointed out, it is difficult to say, especially for one who is not a pathologist, when general degeneration has actually just set in. So far as an embryologist can judge, the exact period seems to vary slightly in different embryos <sup>1</sup>).

---

1) The morphological period is defined on page 370.

Only one figure (Fig. 40, plate 23) has been drawn from embryo No. 237. It shows some of the central cells (*gl. c. c.*) with their capsule-cells, as also a group of "mesodermal" ganglion-cells (*w. gl. c.*) with capsule-cells.

Speaking generally of the transient system of this embryo, its nerves are as numerous as in No. 229, and have the same course and characters: similar ganglionic elements are met with here and there in the myotomes, and odd ganglion-cells, as well as groups of such, can be noted in the mesoderm. This series and the preceding one (No. 229) also exhibit scattered here and there in the mesoderm small rounded cells which may possibly be cells belonging to the transient system, cells which have not taken on ganglionic characters at any period of the development, and which are now in process of degeneration. It is, however, difficult to decide as to their real nature, and in this part of the work, which is devoted solely to a record of observation, the statement merely of their occurrence is in place, while the enunciation of hypothetical views with reference to them may be deferred. Before passing on to the description of older embryos another matter may be here briefly mentioned.

All along we have had under review only that part of the apparatus, which is first developed, and which was stated to extend over some 24—25 trunk somites. For some time those in this region are the only transient elements present, but by and bye one also meets with scattered ganglion-cells on the cord further caudalwards and in the tail itself<sup>1</sup>). Such is the case in embryos of 20 mm and upwards. Now, *Raja* embryos are furnished with a long tail, which is always getting bigger and bigger the older the embryo becomes, until in an embryo of 43 mm it occupies considerably more than half the total length of the animal, and again, in embryos of 14 cm, for instance, the tail from the end of the pelvic fins to its termination measures 9 cm. Long and laborious as the task would have been, it might have been necessary to have made minute investigations into the development of the transient nervous apparatus in this part of the body also, had not the fact become manifest that here the system never attains a very high degree of development. One may, therefore, be content to record the occurrence of transient ganglion-cells in the spinal cord posterior to that portion already dealt with and along the tail. The degeneration of these elements could also be established,

---

1) A fuller discussion of this matter will be found in the "general summary of the development of the apparatus etc."

at any rate that of most of them. Some few, as in other parts of the body also, may persist, as will be described at a later period.

The point has been referred to at this juncture simply because sections of the tail of embryo No. 237 were available, and one such has been figured in Fig. 77 of plate 26. The large ganglion-cell lies in the usual position near the summit of the cord. Its multipolar nature is recognisable but — and this is very characteristic of these cells in the tail in this and even in earlier stages — it appears to be already in process of degeneration. A similar cell from near the tail end of an older embryo (No. 255, 71 mm) is sketched in Fig. 77 a of the same plate, and three such cells from the spinal cord of the tail of the same embryo are to be seen in Fig. 78. These latter appear to have undergone some degeneration. With haemotoxylin these cells have taken on a yellowish-brown colouration, their outlines are somewhat irregular and their boundaries (*Umrisse*) somewhat sharp.

## 7. Embryos of 53—60 mm.

Under this heading there will firstly be described an embryo (No. 345) of 54 mm. The external gills of this embryo are remarkably short, i. e. 4—5 mm. The unpaired caudal fins are well defined. Its sex is not yet externally obvious. From head to pelvis it measures 16,5 mm, the rest of its length belonging to the tail.

Figs. 103 (plate 28) and 114 (plate 29) are intended to demonstrate the condition of the centrally lying cells of this embryo. They are still healthy and provided with capsule-cells. The nucleus is large and filled with granular contents, including highly refractile nucleoli. Transient nerves, as in embryo No. 229, can still be detected. Altogether, the condition of the transient system in this embryo exhibits neither advance nor any very marked retrogression from that of embryo No. 229. Ganglion-cells are as frequently met with in the mesoderm, and also in the myotome. Some, at any rate, of those in the mesoderm have their axis-cylinders, which brought them in touch with central cells, shrunk and withered.

On plate 23, Fig. 34, a ganglion-cell (*w.gl.c*) at the end of a transient nerve, lying near the lateral line (*l.l*) and the myotome (*m.p*), is drawn from the present embryo. It and its nerve-process appear both to be in a healthy condition. This figure recalls in a striking manner Figs. 58 and 61, plate 25, which, it will be remembered, were found in embryo No. 229.

Another embryo<sup>1)</sup> (No. 456) of about the same age measured 53,5 mm, and from it a series of horizontal sections were made.

In the figure from it (Fig. 90, pl. 27) a small portion of the summit of the cord, in the region where the ganglion-cells of the transient system are most abundant, is depicted. The ganglion-cells are still large and healthy, and their nerves as marked features as in earlier embryos.

Of another embryo (No. 239, 56—57 mm) it is recorded in my notes that degeneration appears to be commencing in the nerves; for they are no longer so numerous, difficult to find, and, when found, seem to be shrivelling up.

Embryo No. 100 measured 60 mm. In it the external gills are long, but the characteristic skate-flattening of the body cannot be said to have commenced.

Only one section from this embryo has been figured (Fig. 104, plate 28). In this figure three central ganglion-cells, with their capsule-cells (*c.c.*), are seen. The cells appear to be still healthy, but, in the present embryo at any rate, it is now no longer possible to find long axis-cylinder processes passing off from them. With picro-carmin the cell-protoplasm is hardly stained: it is of a grayish-yellow tint with a slight tendency to pink; the nucleus and contents are of a delicate pink colour, and the capsule-cells also.

Degenerating ganglion-cells, like those already figured from other embryos, are encountered here and there embedded in the upper part of the myotome, but "mesodermal" ganglion-cells are rare in this particular embryo, — an individual peculiarity. Traces of the transient nerves are few and far between, and hence their degeneration in this embryo may be surmised.

Embryo No. 256 measured 61 mm. Of this embryo horizontal sections were prepared. In these sections the nerve-processes of the transient ganglion-cells are as clearly defined and as numerous as ever. Degeneration does not appear to have as yet attacked the ganglion-cells.

## 8. Embryo of 71 mm. — Critical stage.

Embryo No. 255 measured 71 mm. The external gills are over 13 mm in length. Of the total length 21 mm is covered by the body, the rest, some 50 mm, by the tail. It is of some significance

---

1) This embryo was preserved in FLEMMING'S chrom-osmic-acetic mixture.

to note that the embryo is now making for the adult form: it is flattened from above downwards, and the expanding pectoral fins are also growing forwards to the snout, on each side of which there is a deep notch between it and the fin. The sex can now be determined from the condition of the pelvic fins. The present embryo is a male. The thymus is now free from the epithelium of the gill-cleft.

Though a longer period than one cares to think about was demanded for the making of sections of this embryo, it has been drawn upon for only two figures (Fig. 105, plate 28, and Fig. 27, plate 23).

Of these Fig. 105 furnishes a picture of five central cells. Nerve-processes from these were not to be found. Capsule-cells are no longer very obvious. The cells, with picrocarmine, after the platinum-chloride mixture of RABL, are of a darkish yellow-brown, and the nucleoli are not so distinct. The whole cell has taken on that "glassy" appearance which characterises the degeneration.

The nerves of the transient system appear to be in process of degeneration, here and there one can be detected in the mesoderm, often connected with ganglion-cells there, but none of them can be followed to the centre.

Even for long stretches such nerves can still be traced; one in this series could even be followed the whole length of the myotome. It is, however, anything but an easy task to make out the nerves at all, owing as much to the great development of connective tissue as to the degeneration. Degenerating ganglion-cells occur at intervals in the myotome, and they are very numerous represented in the mesoderm. A group of such ganglion-cells, as drawn under high magnification, is shown in Fig. 27, plate 23.

The cells in question were found near the epiblast on the level of the notochord. Their degenerate condition is obvious. In the section they are glassy in appearance and with irregular but sharp outlines. Nuclei are indistinct and nucleoli hardly represented. We have now reached a stage where there is no longer any question of a general degeneration of the apparatus. There remains to trace this process in a series of embryos. To demonstrate it most of the figures on plates 28 and 29 have been drawn. All the following embryos then illustrate :

### The degeneration of the transient nervous apparatus.

This will be followed step by step in a series of twelve embryos whose sizes range from 8,7 cm to upwards of 19 cm, the latter being the length attained by three *R. batis* embryos which were reared until they hatched. The total period of the development to this stage covered 17—18 months. In other words the fresh eggs were obtained from the female skate in March and April 1890, and the young ones left the purse in the early days of September 1891. Newly laid skate-eggs are only in the first stages of segmentation.

#### 9. Embryo of 8,7 cm <sup>1)</sup>.

The embryo (No. 261) is six months old. Under the conditions in which it was being kept it was nearly a year distant from the hatching period. The length of the body from the rostrum to the end of the pelvic fins is 23 mm, that of the tail 64 mm, and the total 8,7 cm. The breadth across the widest part of the pectoral fins is 17 mm from side to side. The specimen is a female. The external gills are very long.

There are three figures from this embryo on plate 28 (Figs. 106 a and b and 107).

As will be seen, in the two former the permanent central canal is in course of formation, and the transient ganglion-cells (*gl.c.c*) are being jammed into the posterior fissure. This will be more obvious, and may then be commented upon, in somewhat later stages. The processes of the *quondam* multipolar ganglion-cells have withered, and the cells show a tendency to assume a rounded but irregular shape. The cell-protoplasm is no longer so granular. But little change has yet come about in the nucleus and nucleoli. From the same embryo two degenerating ganglion-cells (*w.gl.c*) in the mesoderm just outside the cord are sketched in Fig. 107. Their condition resembles that of their central fellows, and they are no longer connected with nerves, or, in other words, they are ganglion-cells without nerve-processes.

Another figure from embryo No. 261 is Fig. 115 of plate 29. Four of the central cells as seen under high magnification are depicted. The short processes of the cells and the vacuoles (*v*) in the lower one are the points specially to be noted.

---

1) The size attained by an embryo *R. batis* in a given time is, of course, a function of the temperature of the sea-water.

## 10. Embryos of 10,5 cm.

The body measures from the rostrum to the end of the pelvic fins 3,5 cm, and the length of the tail is 7 cm. The greatest width from side to side is 3 cm. There are long external gills. The embryo is nearly seven months old.

Sections have been figured from two such embryos, from embryo No. 282, Figs. 109—111, plate 28, and Fig. 127, plate 29, and from embryo No. 285, Figs. 108a and b of plate 28. In embryo No. 282 the degenerating ganglion-cells are seen to be wedged firmly into the posterior fissure, which is now, as shown in Fig. 71 of plate 25, about half formed. This wedging-in is very characteristic of *Raja*, and has not been met with, at any rate in anything like this exaggerated extent, in any of the other forms examined. It is the direct cause of two things, one of which is a misfortune to the investigation of the degeneration of the transient ganglion-cells. This latter is that, owing to it, it is difficult to make out much about the poles and processes of the cells. The other of its results is a flattening and squeezing of the cells until they have the tapering form shown in Fig. 127. This varies in degree, and is not always met with in so extreme a form. There is, however, one redeeming feature about it. It proves that the cells, when degenerating, do not offer that resistance to alteration of shape which they are able to do in the healthy condition<sup>1</sup>).

In Figs. 109 and 110 the shrivelled-up processes of the cells are especially noticeable, the cell nucleus is elongated, with haematoxylin it does not stain very deeply, and the nucleoli are fewer. A small group of such degenerating ganglion-cells as seen under high magnification is represented in Fig. 127, plate 29. The irregular form of the cell-body and the general decay of the nucleus and contents are worthy of remark. Fig. 111 is intended to represent a degenerating ganglion-cell in the muscle-substance of the myotome. When compared with its central companions this cell is recognised as not more degenerate than they.

---

1) In a recent interesting publication M. HEIDENHAIN remarks, when referring to degenerating giant cells of the red marrow, that one of the symptoms of degeneration of cells is their loss of resistance and their becoming deformed by the lateral pressure of neighbouring cells, — vide "Neue Untersuchungen über die Centrankörper etc.", in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 43, 1894, p. 630.

Figs. 108 a and 108 b are from embryo No. 285. The cells are seen to be in much the same condition as those in Figs. 109 and 110, but the remains of processes are not so evident, and only one nucleolus can be made out in each cell. In connection with the ganglion-cells in both of these embryos it should be added that remains of capsule-cells, also in a starved condition, can be detected.

### 11. Embryo of 12,5 cm.

Embryo No. 263 is a female. The body from the rostrum to the end of the pelvic fins measures 4,25 cm, and the length of the tail is 8 cm. The greatest width of the body across the pectoral fins is barely 4 cm. The external gills are in process of absorption and are only some 5 mm long. It may also be noted that the formation of the permanent central canal of the cord in the anterior trunk-region is approximately complete. The embryo is about  $7\frac{1}{2}$  months old. Figures from this embryo are Fig. 33, plate 23, and Figs. 112 and 112a, plate 28.

As revealed by the two latter figures, which are from sections in the region of the thymus<sup>1)</sup>, in this embryo the ganglion-cells are not so deeply wedged into the posterior fissure, and hence they retain to some extent their original shape. In the present embryo they do not appear to be in so degenerated a state as in the two previous ones. Thus it may be suspected that the rate of degeneration varies in different embryos. The size of the processes, as far as can be seen, is smaller, but the nucleus appears to have undergone but little shrinkage.

The other figure (Fig. 33, plate 23) will be referred to subsequently in another connection; it is intended to show a ganglion-cell (*f.gl.c*) stretching across the posterior fissure.

### 12. Embryos of 14 cm.

Embryo No. 294 is a male. The body measures from the rostrum to the end of the claspers 5 cm, and the length of the tail from this point is 9 cm. The greatest width from side to side is 5,25 cm. The external gills are almost absorbed and are now only 1 mm long. The embryo is about 9 months old.

---

1) Experience teaches one that in the stages of degeneration the transient ganglion-cells are to be met with in greatest abundance in *Raja* in that portion of the trunk which extends from the posterior part of the thymus to the beginning of the genital organs.

Sections from two embryos of this size have been available, from one only, No. 294, the following figures have been taken: — Fig. 113 and 113a, plate 28, Figs. 117, 118 and 125, plate 29.

In Fig. 113 and 113a the transient ganglion-cells are firmly wedged into the posterior fissure of the cord. They are much elongated, and practically nothing can be made out as to the remains of their processes. Changes have undoubtedly gone on within the nucleus, for the nucleoli no longer have the same appearances as formerly. This is perhaps better seen in Figs. 117 and 118 of plate 29. Each of these figures depicts transient ganglion-cells — under higher magnification — from the anterior part of the cord, a region where they are not so pressed down into the fissure. The nucleoli of these cells appear to be more swollen-up, and perhaps turgid with fluid contents. There seems to be also a breaking-up in the general structure of the nucleus, an attempt to depict which has been made in Fig. 118. Figs. 117 and 118 also exhibit the shrunken and shrivelled remains of some of the processes.

Fig. 125 is of interest, because it reveals a much degenerated ganglion-cell lying encapsuled in the mesoderm near the myotome. This cell has degenerated far more rapidly than its centrally-lying fellows, so rapidly that little remains of it or of its nucleus. The interesting fact about it, however, is that in getting less and less it has shrunk away from the walls of the capsule in which it was entombed, and in such a way as to reveal the original size of the cavity which it formerly filled. It is now a mere shapeless bit of protoplasm with the withered remains of a nucleus.

### 13. Embryo of upwards of 16 cm.

The total length of embryo No. 315 is rather more than 16 cm. From the tip of the rostrum to the end of the pelvic fins measures 6,5 cm, the rest belongs to the tail. Across the widest part of the pectoral fins from side to side is 7,25 cm. There are no traces of external gills visible. The embryo is 11—12 months old. On plate 29 are three figures from this embryo (Figs. 119—121). The first of these is a drawing under high magnification. The very greatly withered processes (*n.p*) of the cells are seen, but in this embryo the cells themselves, though tending to become shapeless (Fig. 121), are not so compressed as in some of the figures previously described. As shown in Fig. 119, the outlines of the nuclear membrane tend to become irregular, and the nuclear contents show a further advance in

the process of breaking-up. The withered remains of capsule-cells (*c. c*) are still evident (Figs. 120—121). The degeneration is now going on far more rapidly.

#### 14. Embryos of 19 cm (Nos. 322, 323).

The length is made up as follows: — from snout to end of pelvic fins 8 cm, and thence to end of tail 11 cm. Across the widest part of the pectoral fins the embryo measures 8,7 cm. The embryo is 13 to 14 months old.

The figures from embryo No. 322 are Figs. 124 and 129 a—d, plate 29, and from embryo No. 323, Figs. 122, 123 and 128 on the same plate.

The degeneration has advanced by leaps and bounds<sup>1)</sup>. The reader will readily admit that the figures of both embryos prove this. The cells have lost entirely everything that stamped them as ganglionic in nature. The regular shape has given place to a most irregular jagged elongated form. They are nothing but the ragged remains of cells. Shrunk and withered in appearance, but here and there with remains of former processes (Fig. 129 b *n. p*). The nucleus varies in appearance. Sometimes it is more apparent than at others, its usual form is that of a seemingly empty bag, and only occasionally can the remains of nucleoli be detected. The nucleus, again, stains but faintly, no longer possessing any affinity for colouring matters. Remains of capsule cells (Figs. 122, 123 *c. c*) still meet the eye.

#### 15. Embryo a month older than No. 322.

Embryo No. 336 was preserved 31 days later. It is not distinguished by its length; because, as a matter of fact, it measures only 18 cm<sup>2)</sup>. But, that it is older than the preceding two is proved by its greater width, i. e., across the fins 10,25 cm. The length of the body is the same as in No. 322, viz. 8 cm. There are no traces of external gills.

---

1) There are in the collection no embryos of stages between 16 cm and 19 cm. Had it been anticipated that the degeneration would have proceeded so slowly such intermediate stages might have been secured. When these advanced embryos were alive, there was no time available for investigation, and thus the steps taken to secure proper material had to be by gropings in the dark.

2) The greatest length ever attained by embryos of *R. batis* within the purse probably does not exceed 19 cm. There is then perhaps a slight absorption of the tail-end. This appears to have been noted by J. MÜLLER in his memoir "Ueber den glatten Hai etc." previously cited.

Figs. 126 and 130 are from sections of the anterior trunk region of this embryo.

The degeneration has probably nearly reached its termination. Indeed, in this and the following embryo the remains of the cells are much more rarely encountered in sections. When one does meet with them, they are, as in Figs. 126 and 130, small shapeless particles, often fissured, and possess only the faintest traces of a nucleus. This latter now appears to be absolutely indifferent to staining reagents.

#### 16. Recently hatched embryos.

Three embryos were brought to this stage. They had probably been hatched some days before the circumstance was noted. The measurements vary somewhat in the three specimens; from the snout to the end of the pelvic fins is from 10—13 cm, the tail from 9,2—9,5 cm, and across the paired fins from side to side, at their widest part, 12—13 cm. The age is from 17—18 months.

The remains of the cells are now difficult to find. What is left of a single cell may be encountered in one out of fifty thick sections, and this in that region where the ganglion-cells were formerly very abundant.

In Fig. 131a—d will be found such examples of the progress of the degeneration as could be detected in some 200 sections of embryo No. 375.

The cells, if one may still call them by this name, are withered and contorted almost beyond recognition. Little of the nucleus is to be seen, often nothing at all. This is the furthest limit to which they have been followed. Young skate for a stage further might possibly have been obtained, but there would have been profitless labour in further prosecution of their career, which, where they still exist, is closing, or already almost finished. It would have been wearisome to have gone thus far into the matter, but for the fascination and charm these cells and their problems exerted. In a few pages the results of investigations into the degeneration have been briefly recorded — of investigations which entailed months and months of labour. Time has been sacrificed which might have been saved, but for the desire to give as complete and true a history of these ganglion-cells as possible.

Should anything be wanting in the continuity of the demonstration, the material may be blamed rather than the writer; for even a "perfect" set of stages of the embryology of a form can never quite

realize what the investigator might still wish that it had been, when he has ended his task, and surveys his small conquest over Nature.

### **General summary of the development of the apparatus, its probable functions and fate.**

The development and degeneration of an apparatus of transient ganglion-cells and nerves have now been followed through an extensive series of stages, beginning with *Raja* embryos in which there were as yet no ganglion-cells, and ending with newly hatched specimens in which the cells had degenerated almost to nothingness, and had practically ceased to exist.

The mode of description hitherto adopted may at times have proved tedious to the reader. Its advantages are, however, not to be despised. Its merits to the observer are manifold; among other things it obliges him to deal systematically with his material, and he thereby gains a knowledge of its deficiencies. Its utility to the reader, on the other hand, is to be recognised in the insight it affords him into the author's data, as well as in the more or less adequate picture it yields of the actual state of affairs at any given stage.

But disadvantages accrue, in that such a *seriatim* mode of description forbids any, or only the barest, comparisons, and withal excludes any putting together of the general results attained. Left in such a state, the story is only half told, and the reader finds himself in possession of a series of facts, which he is under the necessity of summarising for himself.

Thus there need be no apology for the following pages.

### **1. Comparative development of the apparatus in *Raja batis*.**

a) Development of the ganglion-cells. When one examines sections of early embryos (6—8 mm) of this form — embryos with recently closed-in medullary folds, with gill-pouches in course of formation, and in which barely half<sup>1)</sup> (i. e. about 60) of the trunk-somites have been segmented off from the mesoblast, it is noticed that the wandering out of the spinal ganglionic foundations from the lips of the cord in the pronephric region is not of so simple a character as usually described, or as it appears to be in such a form as

---

1) As many as 140 somites have been counted in later embryos of *Raja batis*.

*Torpedo*. It is seen that, while the process just mentioned is going on, there are a few cells among the most dorsally situated in the cord, as also some of those among the wandering cells of the future spinal ganglia, which are taking on ganglionic characters (Figs. 1, 2, 3 and 5). They are growing large, the nucleus is increasing much in size, and one or more highly refractile nucleoli are present. Owing to this phenomenon the roof of the cord, as seen in transverse section, looks as though it had undergone an upheaval. The formation of ganglion-cells as just briefly related begins somewhat in front of the pronephros; from this point it gradually extends backwards until it covers the region of some 25—26 somites. In other words it begins at about the 6<sup>th</sup> trunk segment, and is completed somewhere about the 31<sup>st</sup>. At no period are any of these cells formed much in front of this region <sup>1</sup>).

As a general rule, by the time all the gill-clefts are formed, and the embryo has attained a length of 9—10 mm, the cord in this region has a tessellated roof of ganglion-cells (Figs. 73, 97). The position of these closely-packed cells is at the extreme dorsal limit of the cord, as reference to many of the figures on plate 22 will prove. The number encountered in any single transverse section varies somewhat, usually there are two or three at least, often five, six or even eight. As the cells are much more numerous in *Raja* than in *Scyllium*, *Lepidosteus* or *Salmo*, each section must of course contain more of them than are met with in sections of the latter. Good horizontal sections of embryos in which most of these cells have become ganglionic reveal a beautiful mosaic arrangement of them, such as depicted (here for only very small portions of the cord) in Figs. 73, 90, 97 and 99. The number of these cells in the region of one somite averages about twenty, and the total of those on the cord cannot be less than 500—600. That is, when no account is taken of those that have wandered outwards, and also of such as occur in regions posterior to the 31<sup>st</sup> trunk-somite.

These cells are often termed giant ganglion-cells but the term is a misnomer, for their size is not specially great, being little if anything greater than that of the spinal ganglion-cells <sup>2</sup>) of newly hatched embryos <sup>3</sup>). Most, if not all of these central ganglion-cells are multi-

1) This statement holds good for embryos of all the forms as yet examined by me (see note p. 379).

2) As also previously noted by ROHON in *Salmo*.

3) For this reason it seems also inappropriate to use the term macro-ganglion-cells except in a descriptive sense.

polar when fully developed. This is sufficiently evident from horizontal sections as depicted in Figs. 82, 84 and 91, where the cells lie in a close meshwork of their own processes. The crossing of fibres from side to side is often very apparent in transverse sections as in Fig. 76, plate 26. At first the ganglion-cells are quite naked and destitute of capsule-cells. Such covering cells make their appearance at a fairly early period, taking their origin from neighbouring cells situate at the dorsal part of the cord.

The protoplasm of the ganglion-cell is granular and does not stain deeply, the nucleus is large and rounded, and apparently contains several large nucleoli.

The nerve-processes of these centrally-lying ganglion-cells will be described presently.

The portion of the apparatus at first developed, extending, as described, over some 25 trunk somites, or, in other words, beginning at the 6<sup>th</sup> and ending in the region of the 31<sup>st</sup> trunk-somite, is at a later stage somewhat reinforced by cells arising further caudalwards. These later formed cells constitute a "thin" continuation of the apparatus right to the end of the tail. This portion of the system, so far as it has been studied, appears to be but a feeble representation of the first formed part <sup>1</sup>). It would have been a great sacrifice of

---

1) A little consideration seems to warrant the conclusion that to the presence of transient ganglion-cells in the posterior part of the trunk region beyond the yolk sac and in the tail no great morphological importance should be attached. In other parts of this memoir it is insisted that the transient system does not belong to the embryo-proper, in other words, to the sexual generation. It is an appendage of the larval or asexual generation. As indicated further on, the two generations are somewhat intimately interblended in the development, but, properly speaking, the larva coincides with the blastoderm on which the embryo begins to develop. As the embryo grows in a backward direction by the addition of new parts, it naturally carries with it some parts of the larva, and thus these, which ought to lie entirely above the yolk-sac, get more and more displaced into a region really foreign to them. In the skate these portions are thereby scattered over a somewhat extensive area owing to the great length of tail (which, of course, began to be formed in the larval region, the blastoderm). In none of the other forms to be described does the tail region ever attain anything approaching the extreme length of that of the skate, and in this way, as in *Scyllium*, a greater concentration of the transient nervous apparatus in the caudal region is brought about.

The same reasoning accounts, perhaps, for the absence of the system

time and trouble to have made sections of each and every embryo to the tail-end, quite apart from the prolonged study which such sections would have entailed. An advanced skate embryo is made up of much more tail than body. Sufficient sections were made to establish a few, and perhaps the most important, facts about this later portion of the system. When they are developed, and this is recognisable in embryos of 20 mm and upwards, the cells posterior to the 31<sup>st</sup> somite form a series of sparsely scattered cells reaching to the end of the tail. Thus the system is continued backwards from the 31<sup>st</sup> somite, but in a feeble fashion, and horizontal sections of the posterior portion of the trunk and of the tail would reveal no mosaic arrangement, such as that in Fig. 90, or in Fig. 92. The cells of the posterior region only occur at intervals in *Raja*, sometimes two in a section, more often only one, while in many consecutive sections not a single cell may be encountered. Two figures of such cells in the tail have been drawn on plate 26, Figs. 77, 77 a.

In this posterior region some few of the ganglion-cells of the mesoderm, to be presently described, also occur. Further, the nerve-processes of these posterior cells are but feebly represented, and no nerves like those to be presently described of another region have been met with. The cells here also begin to degenerate pretty early.

But, as already stated, no detailed investigations into the posterior part of the transient system have been made; the reason for this resting more in a recognition of the fact, if the truth were told, that little or nothing of fundamental importance was to be gained by further research. Moreover, there is a large and interesting material of *Scyllium*, *Mustelus* etc. awaiting description.

b) Peripheral ganglion-cells of the transient system. Under this title, used purely in a descriptive sense, may be classed all those ganglion-cells of the transient apparatus which do not lie at the top of the spinal cord, but which are met with either in the mesoderm, or in the myotomes, or just underneath the epiblast. They

---

in the head-region, for at the anterior end there are practically no new parts formed. It is true that there is growth forwards but only of structures which had previously developed. It will be obvious from the above that I am unable to agree with PAUL MAYER and VAN WILHE in the opinion that the blastoderm is part of the embryo. According to my view it is to be regarded as a degenerate larva on which the embryo takes its origin.

are "peripheral" because they do not form part of the axial series, and it is convenient, owing to the manifold groupings under which they appear, to treat of them apart from their "central" fellows. Going back once more to sections of early embryos (6—8 mm), in which the cells of the future spinal ganglia are beginning to migrate from between the lips of the cord, it may be established, as indicated a few pages previously, that in and among these cells there are some which are already becoming ganglionic (Figs. 2 and 5 *gl.c* and *gl.cc*). Whilst developing ganglionic characters, these cells are in course of migration into the mesoderm; but their goal is not that of the as yet non-ganglionic cells of the future spinal ganglia, it lies in the direction of the apex of the myotome, as evidenced by Figs. 10, 17 and others. So manifold are the appearances presented by these wandering cells that it is difficult to give an account of them without describing a great number of special cases. One frequent feature is a tendency on the part of the wandering cell to spin nerve-processes in the course of its migration. And, just as a spider, when moving from one point to another, often spins a thread keeping it connected with its starting-point, so these cells usually spin out processes ending somewhere among the ganglion-cells of the top of the cord (Fig. 15).

At the other pole of the cells their processes are very often directed over the tip of the myotome, and many of the cells in their wanderings take the same course, coming to lie near the myotome (Figs. 45, 75 and others) and even outside it just beneath the epiblast. In later stages they may be found as far down as the lateralis nerve, though this is of somewhat rare occurrence.

Their processes will be referred to again in treating of the nerves of the system; but it may be also briefly mentioned at this point that these wandering ganglion-cells very frequently become applied to, or even "mixed-up" with, transient nerves. Another favourite resting-place appears to be the epithelium of the apex of the myotome. In this latter position they are often encountered, sometimes forming such regular members of the epithelium that one is tempted to a belief in their origin *in loco*.

It is, of course, difficult to prove this, more especially in view of their wandering powers, but none the less figures like Figs. 85, 93 and 94 certainly afford some warrant for the opinion.

In connection with these cells of the myotome-apices, it is worthy

of note that one may, as in Fig. 45, find two similar cells<sup>1)</sup>, one in each myotome directly opposite each other, or so nearly so as to suggest a bilateral arrangement. Such a find is interesting because it seems to indicate a former greater symmetry and co-ordination, or a more defined morphological structure of the apparatus, than at present obtains in *Raja*, — just as the occasional presence of a few odd transient ganglion-cells and nerve-processes in *Mustelus vulgaris* is evidence in support of a belief that this form once possessed a transient nervous apparatus of the type of that of *Raja*.

The wandering or peripheral transient ganglion-cells are seldom if ever multipolar, usually they are bipolar (Fig. 43) with two nerve-processes, sometimes (Fig. 54) they would seem to be unipolar, and those embedded in the myotome frequently give no evidence of the possession of any processes whatever. This latter observation may not be regarded as an error: it is explicable if one may assume that such cells have lost their inherited functions, and are degenerate without, at first showing, other signs of atrophy.

The peripheral ganglion-cells resemble the central ones in appearance and size: like the latter they acquire, but in comparatively late stages, an investment of capsule-cells (Fig. 40).

Finally, it must be mentioned that they frequently form chains, as shown in Figs. 42 and 51, reaching from the centre to, or even over, the tip of the myotome. The destiny of all these cells will be discussed at a later stage.

c) Relations to spinal ganglion-cells. Many of the transient ganglion-cells often appear to be in intimate association with cells of the spinal ganglia. It is, however, not probable that there is anything but accident in this. Certainly any morphological relationship is quite out of question.

The close union and association which is recognisable in many of the figures, and which is bound to attract the observer's attention in studying sections of *Raja* embryos, finds a natural explanation in the circumstance that both sets of cells have a *locus* of origin immediately laterad of the medullary plate. The epiblast on both sides is here the seat of origin of future spinal ganglion-cells on the one hand and of future transient cells on the other. Hence a certain entanglement of no morphological consequence frequently ensues.

d) Transient nerves of the system. Once more the examination of sections of early embryos, as previously defined, reveals

1) see page 352.

the fact of an early formation of nerve-processes spun by the ganglion-cells themselves. This is especially true of the centrally-lying ganglion-cells. As seen in both horizontal and transverse sections of embryos of 6—10 mm, whilst the cells at the top of the cord are taking on ganglionic characters, they are also engaged in spinning out processes (Figs. 1 and 3). In some embryos very early stages of this operation may be discovered. In this connection embryos Nos. 81, 141 and 143 may be specially cited, and a reference to Figs. 9, 10, 11, 12, 17, 20 and Fig. 78 a—g may be made.

His is the only author who has figured examples of “nerve-spinning” by ganglion-cells, and as the number of his figures is very limited, it may be advisable to point out and illustrate a few of the more salient features of the process.

The protoplasm of the cell is projected forwards, as if the cell were about to migrate. At first this outgrowth of the cell is thick, more or less blunt, and striated (Fig. 78 a—g, plate 26), but, as it grows in length, it thins out and becomes much finer, the striation persisting to a certain extent (Figs. 10 and 13).

When it commences to be formed, the nerve-process is often as thick as the parent-cell, but this is soon altered, and then the cell-body tapers in a pear-shaped fashion in the passage into its process (Fig. 78 g, Fig. 87 and Fig. 88).

The processes thus spun by the central ganglion-cells of the system all tend either towards the epiblast, or in the direction of the apex of the myotome (Figs. 12, 15, 20, 87 etc.), and many of them finally make their way along its outer side (Fig. 75). In their course outside the myotome these nerves lie very closely under the epiblast, and many instances of short nerve-processes have been observed, passing like those in Figs. 25, 55 and 76 direct to the epiblast just above the cord.

Although these sub-epiblastic nerve-processes often put in an appearance at a very early stage, this is not the case with every embryo examined. For, as previously mentioned (page 351), older embryos frequently exhibit only the earliest stages of the development of the apparatus and of its nerves, indeed, it seems probable that in some embryos only does the system of sub-epiblastic nerves attain a high degree of development. But, during the stages which precede the degeneration, there are always indications, at any rate in embryos of 10 mm and upwards, of the existence of such nerves, even though they be merely represented by but short spun processes of the ganglion-

cells. Among a hundred embryos examined, there are perhaps not more than twenty-five in which the nerves of the transient system exhibit a very striking grade of development. When such is the case, there are always many of them in a single embryo. They often, but by no means invariably, occur in pairs one on each side of the body (Figs. 24, 75 etc.), or at least so nearly opposite that a conclusion as to their frequently paired character seems to find a warrant. No more than any other parts of the transient system do these nerves manifest traces of segmental arrangement — a fact doubtless of import in any considerations as to their true nature.

As already described, the course of these nerves is always directed towards the epiblast, so that ultimately they extend immediately beneath it. Usually, in order to get to this position, they arch over the myotome (Fig. 75), but, in later stages especially, they may pierce the apex of this structure on their way (Figs. 62, 63).

It is a little doubtful whether the final termination of any, even of the longest, of these nerves has yet been determined<sup>1</sup>). A free mode of ending, be the course long or short, is the only condition hitherto observed.

Often, as in Figs. 23 and 72, the nerves extend the whole length of the myotome, proceeding onwards past the segmental duct, and then for some distance in the direction of the yolk-sac between epiblast and somatopleure. The above figures prove that they almost, if not quite, reach the yolk-sac.

No pains have been spared in an attempt to demonstrate such a termination, but for the moment it is rather a surmise, based on great probabilities, than a proved fact.

No one has, as yet, announced the discovery of nerves of any kind upon the yolk-sac, and there are doubtless many embryologists who feel so certain of the existence of such nerves that they regard a demonstration of it as unnecessary.

However, if a fact can be demonstrated, every effort must be made to substantiate it. Failing conclusive proof probabilities must be relied on.

In a few preparations of the yolk-sac covering of embryos of 14—25 mm no traces of nerve-fibres on that structure were encountered.

1) Neither the "GOLGI" nor the EHRLICH methyl-blue method has given useful results in *Raja*.

There is, however, another fact, in addition to those previously mentioned, which tends to indicate the relations of some of these transient nerves to the yolk-sac. It is that in such embryos as Nos. 410, 141, 419 etc. these nerves are biggest and longest in that region where the epiblast and somatopleure are continued upon the yolk-sac. This fact surely has as part of its significance the passage of such nerves upon the latter.

And, to put the same thing into rather different words, the nerves cease, as described on page 348, where the embryo leaves the yolk-sac.

e) Build and comparison of the sub-epiblastic nerves of the transient system. The nerves appear to be quite destitute of any medullary sheath or so-called "white substance of SCHWANN". For a long time they are all merely naked axis-cylinders, and are comparatively seldom composed of more than one fibre. In later stages "nuclei" occur at intervals on them. Most of these nerves are undoubtedly merely processes of single cells — most but not all. In studying the immense series of *Raja*-sections and in drawing the figures endeavours have been made to depict only things about which there could be no manner of doubt. Every section figured was studied many times, often with the best lens available, and whenever there appeared to be the slightest dubiety about any critical point, no call was made on the imagination: the pictures were drawn just as they appeared to the unbiassed eye.

Of later stages there has been some hesitation about publishing combination drawings of sections; for, owing to the increased complexity of the nerves, it was difficult, or impossible, to be absolutely certain that what one appeared to see had an actual existence in fact in the sections<sup>1</sup>). But in earlier embryos everything is quite clear, and, as far as the nerves can be followed, their composition can be determined with considerable certainty.

There is one drawing (Fig. 24, plate 23) which did cause some anxiety, but not on account of any doubt as to the correctness of what was depicted. The drawing was unwittingly made twice, and on the second occasion, when the best lens (LEITZ 2 mm Pantachromatic) was used as a check against mistake, the only point of difference from the previous sketch lay in the nature of the ganglionic break in the nerve on the left of the figure. On the first occasion only one

---

1) One such inaccurate combination drawing is fig. 8 of the preliminary paper (No. 3).

ganglion-cell was drawn at this point, but careful and repeated examination under the highest powers revealed the presence of two very closely applied ganglion-cells as in the published drawing. They were not so clearly defined as in the figure, but otherwise the latter is correct <sup>1</sup>).

The two transient nerves of this figure (Fig. 24) are certainly of a very remarkable character. The nerve on either side is partly made up of ganglion-cells and partly of single nerve-fibres, arranged in a chain-like fashion. The fibre from any one ganglion-cell does not appear to end in another such cell, the indications being rather that it is in close application to the fibre of the latter, and on both sides in different positions there are two ganglion-cells (*gl. c 1* and *2*, *gl. c 3* and *4*) applied end to end. In passing, the symmetry of the figure on the two sides may be commented upon as indicative of a former greater symmetry of the apparatus.

The two nerves are what might be termed plexiform, and the reader may perhaps try to imagine what would happen if the ganglion-cells were to degenerate to mere nerve-forming cells along the path outlined by Figs. 79, 80 and 81 to be described and discussed at a later stage.

There is no intention of citing this figure as proof of the non-validity of the "process-theory" of nerve-formation. In view of the nature of many other figures illustrating this memoir it would be absurd to take up any such position. The matter will be reverted to in a subsequent section of the work. There have been many other nerves of the transient system noticed bearing some resemblance to those in Fig. 24. Two such plexiform nerves of greater complication are those of Figs. 7, 8 and 9. If the reader should reconstruct the latter for himself, even in imagination, he would be convinced of the truth of this remark.

Then, there are other figures which doubtless belong to the same

---

1) In order to have independent testimony on the point the sections in question were laid before my pupil, Mr. J. A. MURRAY B. Sc., Vans Dunlop Scholar in the University of Edinburgh, in whose keenness of vision and qualifications to solve difficult questions I have good reason for the utmost confidence, with the request to make a combination drawing of the two nerves in certain consecutive sections. At the time he had neither seen my own drawing nor had he had any information as to its nature. His figures and conclusions tallied exactly with my own (compare Fig. 24, plate 23, and Fig. 24 a, plate 26).

category, among these Figs. 16, 39, and 42, and, with a less degree of certainty, Fig. 74. In these instances ganglion-cells are applied end to end, and there are nerve-fibres passing from the free poles of the cells.

Apart from these chain-like arrangements of ganglion-cells and nerves, there are very many striking pictures of ganglion-cells in other positions with regard to nerve fibres. These are mainly instances in which one or more ganglion-cells are applied to nerve-fibres at various points along the course of the latter. All the examples of this in the plates are briefly described in the "description of plates" and are also mentioned in greater detail in some or other of the preceding pages, and, therefore, any further notice may be confined to one or two of the figures on plate 23.

Figs. 29, 30, 32 and 37 are of interest in this connection. In all these instances the course of the sub-epiblastic nerve is quite obvious. In Figs. 29 and 32 there are ganglion-cells applied to such a nerve in its course under the epiblast, while in Figs. 30 and 37 they lie in close contact to a nerve, surrounding it on all sides, near its point of origin.

There are indeed all sorts of bewildering variations of this to be met with in different embryos. The cells may be applied to the nerve at any part of its course, even, as in Fig. 58, as low down as the level of the lateralis nerve.

The curious nature of Fig. 37 has been commented upon in the preceding pages. On the one side there is a thick coating of ganglion-cells on the nerve, whilst on the opposite side of the body the corresponding nerve has "nuclei" only applied to it.

Figures like Figs. 31, 35, 43, 46 etc. may be more fitly referred to in connection with another question, viz, that of the degradation, not degeneration, of ganglion-cells.

f) Physiological nature, i. e. functions of the transient system of ganglion-cells and nerves. It is not intended to discuss the physiological rôle, which the apparatus may be supposed to play in the embryo, at any length.

In contradiction with the view formerly adopted by myself in the preliminary paper it now seems evident that the transient system must be regarded as largely, if not entirely, sensory in nature. A couple of years ago my conclusion was that it was both motor and sensory in function. One reason for this belief was, that it was difficult to conceive of a nervous mechanism, except perhaps a degraded one,

entirely sensory in nature. The presence of ganglion-cells in the myotome, as well as the passage of nerves into that structure, — for at that time it had not been recognised that such nerves usually pass through the myotome, if they enter it, — seemed to indicate a motorial function for a part of the apparatus. That view is, after mature consideration, entirely abandoned, and in its present condition a sensory function is ascribed to the system. At the same time, the presence of ganglion-cells in the myotome requires explanation. Those which lie, as many of them do, in the outer epithelium may possibly owe their position there to the genetic relations<sup>1)</sup> of this layer to the cutis, as established by HATSCHEK, ZIEGLER, VAN WIJHE and RABL.

Does this explain all such instances? There may be some, — and in this connection Figs. 42, 55, 93 and 94 may be referred to, — which at all stages are perhaps in a state of degeneration (in that they are apparently quite destitute of processes), and whose former motorial nature is quite possible. Such cases could be explained on the assumption that formerly there was a motor part of the apparatus, now entirely degenerated. They, or some of them, may be erratic bits of such. However, this is rather speculative, and there is no wish to do more than express the opinion that some very slight portion of the system may be so viewed.

In an interesting paper (No. 15) Prof. STRASSER has reviewed my former statements, and has expressed himself emphatically in favour of a sensory function of the apparatus. I do not propose to follow his arguments (p. 745—748), but note the present agreement of our conclusions, though based on different premisses. To my mind the general course of the nerves under the epiblast, as well as the appearances depicted in Figs. 25 and 55 are very significant facts in support of this view.

## 2. Degeneration of the transient apparatus.

It has now been demonstrated that in the skate embryo (whether belonging to it or not is a question for subsequent consideration), there arises a system of ganglion-cells and simple nerves at a very early period of the development. It rapidly matures, and experiences

1) At the same time any supposition that they are therefore constituents of the embryo, as opposed to the larva, must be guarded against.

little change, except in a slightly increased complication of its nerves, for a considerable time.

Often well-developed in embryos of 9 mm in length, in which other organs of the animal are only in their very beginnings, it persists intact until the embryo is 43 mm or more in length, and about then reaches its culmination.

The period of functional activity of this apparatus is in *Raja*, as judged by its anatomical characters, a very prolonged one, far longer than in any other form known to me. In many fishes, like *Lepidosteus* and some Teleosteans, the months of its life-period in the skate are represented by weeks. Under the conditions in which the embryos of *Raja* were reared, i. e. in the water of a harbour or in tanks, the system remains quite normal for two months or thereabouts. Then in *Raja* it enters upon the long slow path of degeneration, the end of which is reached in an additional twelve months or more.

Very slight traces of it do appear to persist in the adult form, as will be demonstrated on another occasion, but, as a whole, the apparatus is of an evanescent character, and the whole<sup>1)</sup> of what had developed in embryos of 45 mm degenerates and disappears.

*Raja batis* is not a specially suitable form in which to study the process of degeneration. Its remarkable slowness in the skate places difficulties in the way of obtaining all the requisite stages. Again, owing to the central ganglion-cells becoming more or less wedged into the posterior fissure of the cord, two other factors, unfavourable to the observer, come into play. Of these the more obvious is the alteration in shape, which the ganglion-cells suffer by the pressure to which they are subjected; while the other and less apparent one is the obscurity in which the withering nerves-processes of the cells become enshrouded.

These facts by way of apology for the circumstance that the details of the degeneration are somewhat cursorily treated of here. Perhaps, however, excuse is superfluous, for the embryologist as such is only concerned in establishing and demonstrating the fact of the complete degeneration of the apparatus. But it cannot be overlooked that the facts of a normal degeneration of ganglion-cells may be of interest to the histologist, and even to the pathologist. The latter probably already knows all that can be gathered about the atrophy

---

1) Compare page 398—401.

of ganglion-cells from the present paper and its continuation, but his material, from its very nature, can never afford him the completeness of a progressive series of stages of the degeneration such as that furnished by an embryological collection like mine. This normal degeneration of ganglion-cells and of nerves is now for the first time described and figured for Vertebrate animals, in which hitherto such an occurrence is without precedent. The process takes place in every embryo, and in its details it corresponds to what the pathologists term "simple atrophy".

The degeneration of the various portions of the transient system may be conveniently described in the following order; viz. a) the nerves, b) the peripheral ganglion-cells, and c) the central ganglion-cells.

a) The nerves. These demand priority; because, with exceptions to be mentioned anon, they are apparently the first parts of the system to leave the scene.

Observation on the degeneration of the nerves of the apparatus is beset with difficulties both on account of their small size as also because of the density of the connective tissue in which they lie. When atrophy commences, in embryos of 55—60 mm, as recorded in the preceding pages, the nerves are no longer so numerous, they are difficult to find, and, when found, are seen to be shrivelling up. Thus in the nerves the degeneration is apparently of a very rapid nature. In embryos 10 mm longer than the above the degenerating nerves of the apparatus can still be detected, and even their connection with ganglion-cells in the mesoderm may be noted, but none of them can be traced to ganglion-cells at the top of the cord.

Sometimes the transient nerves in such embryos can be followed for long stretches, even for the whole length of the myotome, but in slightly older embryos the nerves have shrivelled to nothingness, and from now onwards the sole evidence of their former existence is manifested by short withered processes of the once multipolar ganglion-cells. In younger stages than this observations have also been made of a gradual breaking up of nerves in the mesoderm.

b) Peripheral ganglion-cells. In general terms it may be stated that the degeneration of some of these sets in earlier than that of the central cells.

Examples of such dying cells may be seen on plate 23, Fig. 27, plate 25, Figs. 59, 64, 67 and 68, plate 28, Figs. 107 and 111, and on plate 29, Fig. 125.

As the process follows along exactly the same lines of degeneration as pursued by the central ganglion-cells, no detailed account of it seems called for: there are, however, one or two special examples worthy of note. In Fig. 27 a group of such cells from the mesoderm in an advanced stage of degeneration is sketched. As stated in the description of embryo No. 255, they were found near the epiblast on the level of the notochord. In the section they have a glassy appearance, their outlines are sharply defined and irregular. In one of them there is a marked tendency to the formation of fissures in the protoplasm. Their nuclei are exceedingly faint, and possess hardly any contents. Comparison of the picture of these cells with that (Fig. 104) of a group of central cells from a slightly larger embryo brings home to one the fact of the degeneration more vividly than any description.

The group of Fig. 27 belongs to the category of those erratic items of the transient apparatus which, while still putting in an occasional appearance in the development, can hardly be considered as still of functional value to the apparatus. They are probably vestigial in character.

Among others of the peripheral cells of similar nature the very early degenerating cells of Figs. 59 and 67 may be also cited. In the embryo (No. 229) in which they are present, the central ganglion-cells exhibit no signs of degeneration. They lie in the myotome, and it has already been suggested that ganglion-cells in this position may possibly be vestigial and of no present functional value as integral parts of the apparatus. The same may also be said of the curious group of cells in Fig. 60. The last instance to be briefly noticed is that depicted in Fig. 125. This is a very interesting case of the degeneration of a cell just outside of the myotome. The cell (*w.gl.c*) depicted had become surrounded by a connective tissue capsule before degeneration set in, and now, in the shrunk and withered condition of the cell, the size of the capsule, which it no longer half fills, tells the story of the former dimensions of the ganglion-cell.

c) The central cells. To follow out the degeneration of these it is necessary to have sections of embryos of large size — embryos of from 6 to 19 cm.

Of course it could not be expected that the investigator would section such embryos from end to end. The formation of complete series of earlier embryos entailed quite sufficient labour without the imposition of this additional burden. The procedure adopted was the following.

Apart from many portions of embryonic tails made use of, small pieces taken from the region overlapping and just posterior to the gills and thymus of the various embryos were sectioned. Experience had shown that here only the presence of the ganglion-cells could be with certainty relied upon.

The stages of the degeneration are depicted in figures on plates 26, 28 and 29, more especially on the two latter.

Figs. 77 and 77a of plate 26 and most of those on plate 28 are intended to show the topography, as well as the structure, of the ganglion-cells during the stages of degeneration, while on plate 29 a series of figures is given depicting mainly single cells under high magnification.

In Figs. 102, 104 and 114 the cells are represented as they appear shortly before atrophy commences. Degenerative changes are first noticeable in the central ganglion-cells of embryos of 7 cm or thereabouts. The nuclear contents become somewhat indistinct, the cells glassy, and somewhat deformed in shape. A sudden withering of their nerve- and other processes is also observable. From this point onwards, as long as they still persist, the cells show an ever-increasing tendency to lose all shape and form. It is a curious, but perhaps not inexplicable, circumstance that the commencement of the atrophy only slightly precedes the changes which lead to the formation of the permanent central canal. In a former paper on *Lepidosteus* the two phenomena were put into somewhat close relationship, but what justification there may exist for this is rather a question for discussion at a later stage after the history of the transient cells in other forms has been recorded.

*Raja batis* differs markedly from some of these latter in this respect, that the transient ganglion-cells of this form exhibit a fatal proneness to becoming wedged into the posterior fissure, as demonstrated by Fig. 113 and by others. Owing to the pressure to which the degenerating cells are thereby subjected, their loss of rotundity becomes much exaggerated, their length is increased at the cost of their dimensions in other directions, and, if shape can be ascribed to them, they might be termed spindle-shaped. The nucleus suffers under the compression, and is seen to be oval and narrow. Their withered processes also become obscured by reason of this external force acting upon them. In short, the general effect of this disturbing influence is to render it difficult to form a proper conception of all that is taking place in the internal economy of the degenerating cell.

Before the cells become much inclosed in the posterior fissure,

the remains of their withered processes (Fig. 110) are readily identified. Afterwards it is largely a matter of chance if such can be distinguished at all. Occasional remains may be found, even in late stages, i. e. in embryos of 19 cm, as in Fig. 129b. In the final stages no traces of the former processes appear to exist (Fig. 131a—d).

The changes in the nucleus are briefly the following. At first there seems to be a breaking-up and running-together of its contents, the nucleoli presently become few in number, and finally, in late stages, have entirely vanished, leaving the nucleus as a very faintly defined empty membrane (Figs. 126, 129, etc.).

Even this seems to vanish, though traces of it often persist until the final disappearance of the cell. It ought also to be stated that throughout the course of the atrophy the nucleus is always becoming more indistinct, and is always losing by degrees the power of "fixing" colouring matters such as haematoxylin or carmine, until it becomes absolutely indifferent to all dyes. As to the cell-protoplasm, this from the start takes on a glassy appearance, often it becomes fissured (Figs. 128 and 130), and at times cells with large vacuoles in their protoplasm may be encountered (Figs. 115 and 128).

The remains of capsule-cells, loosely hanging on to the dying ganglion-cells, may for a time be observed (Figs. 120—124), but they degenerate much more rapidly than do the latter.

In late stages (embryos of 19 cm) the cells become very few in number, and this scarcity is hardly accounted for by increase in size of the embryo; probably it is due to the much greater rapidity of degeneration in some of the cells.

An examination of the figures on plate 29 beginning with Fig. 114, taken from an embryo in which the degeneration had barely begun, and leaving-off with Fig. 131, from a newly hatched *R. batis* some 17 months old and more than 19 cm in length, reveals, among other things, the remarkable dwindling in size which the cells undergo.

Figs. 106a, b and Fig. 131 are drawings under the same magnification, in the former the cells are only in the earlier stages of atrophy, in the latter it is almost completed.

In this final stage of their history, the limit to which they have been followed, they stain intensely with both haematoxylin and eosin.

Even now the transient ganglion-cells of *Raja* have not quite quitted the scene. But, surely, they have been traced far enough! How seldom does it not fall to the lot of the embryologist to follow out developmental processes whose history extends over a period of

nearly a year and half! Nothing more would have been gained from later stages. Besides, as all the transient ganglion-cells do not atrophy with equal rapidity, further search in the later embryos would have disclosed traces of cells in an even more withered and decayed condition than those of Fig. 131. That such have not been figured may be set down to the inclination of the embryologist to pick out the best of them for delineation. If, as often happened, the final stages of a cell met the eye, such were rejected as revealing nothing worth drawing.

But even in Fig. 131 the cells are contorted and withered beyond recognition, and, therefore, it is not too much to say that for *Raja* the demonstration of the degeneration is complete, and that thus the transient nature of the ganglion-cells, nay, of the nervous apparatus as a whole, is established.

### General remarks on the formation of nerve in the transient apparatus of *Raja*.

The formation of many of the transient nerves of *Raja* affords irrefragable evidence of the truth of the statement that nerves may be formed and that some nerves do arise as processes of ganglion-cells. But if there be an undoubted instance of the formation of a nerve by cell-chains, whether ganglionic or not, it of course follows that there are exceptions to the rule, and that one may not generalise the statement into an assertion that all nerves arise as processes of ganglion-cells. One exception is that figured for both sides of the body in Fig. 24. There are, indeed, others which may belong to the same category, such, for instance, as the nerves of Figs. 7, 8, 9 and 88. Here, however, owing to some complexity in the composition of the nerves it is not possible to say more of them than that each is a plexus of nerve-fibres and ganglion-cells.

On my own part there exists a desire to postpone consideration of the "process" and "cell-chain" theories of nerve-origin until a later stage of the investigations; but there is always the possibility, or probability, of citation by others of the facts here recorded, and hence the wish arises to avoid any misunderstandings on the matter.

Even granted that all the nerves of the transient system arose as processes of cells, there would remain a long array of other observations, as yet not published, on other nerves of *Raja*, which so far are quite inexplicable on the "process" view. The mode of formation of twigs of the spinal nerves of *Raja*, for instance, is absolutely in favour of the "cell-chain" theory.

Developmental studies, on the nervous system chiefly, have now engaged my attention for upwards of thirteen years, and among the problems always kept in sight with a view to solution has been that of the original mode of nerve-formation after ganglion-cells had been evolved; in other words, that of the evolution of nerve. A return will be made to this subject at the end of the present section.

Speaking generally of published observations on the development of nerve-fibres, one is struck by the circumstance that all those, who have most ardently supported the "cell-chain" theory, have appealed to lower forms of Vertebrates, or to the Invertebrata, in support of their contentions. In this connection the researches of BALFOUR, VAN WIJHE, VON KUPFFER, GÖTTE, DOHRN, APATHY and myself may be cited. The most prominent advocates of the "process" theory have mainly carried out their observations on Mammals, and here the honoured names of KÖLLIKER and HIS may be mentioned, as also those of three younger observers, the lamented W. VIGNAL, M. VON LENHOSSÉK, and my friend ARTHUR ROBINSON. True, HIS has also recorded observations on Elasmobranch embryos in support of the "process" theory, and DOHRN has cast doubts on the correctness of his own latest and important contribution to the question.

Regarding DOHRN's actual position one is in some perplexity. In one of the most brilliant of his studies he had built up an impregnable stronghold on the side of those who maintain the "chain" theory, only to desert his erection, soon after its completion, with the brief intimation that he had discovered it to be built on a quicksand.

After DOHRN's declaration of his renewed doubts, the publication of a new study, in which all the facts of the last memoir should be proved to be in conformity with the "process" theory, could only be looked forward to with extreme interest. Anyone who had devoted time and pains to the study of Elasmobranch embryology could not but be very curious to see a work on this group, proving that the nerves of these fishes always arise as processes of ganglion-cells. For, surely, it is of some significance to note that, apart from DOHRN and HIS, no student of Elasmobranch development has ever been able to make out that the spinal and cranial nerves are there laid down in any other form than as cell-chains! From neither of these eminent embryologists has there yet appeared an extended work, with even one plate of figures, in which the "chain" mode was disproved.

In the development of the nerves of *Raja*, apart from those of the transient system, I also have seen things which seemed so far

only explicable on the "process" theory, but in a vast material only a few such.

To make a long story short, the inquiry seems warranted, whether a compromise between the two camps may not be ultimately necessary, whether in point of fact both modes may not occur, and whether the "cell-chain" mode may not be predominant in lower forms, while, in the course of evolution, it may not have been substituted by the "process" method in higher forms?

Of course it is not forgotten that the nerves of the transient system are stated to be largely processes of ganglion-cells, and that at the same time the apparatus is considered to be of a lowly type. The nerves are of small size, and the longest transient fibre observed only equals some thirty times the diameter of the ganglion-cell from which it springs, or, even if only the first half of its course had been detected, a length of some sixty times the diameter of the parent-cell is a very different thing from one of twenty thousand times such diameter, and the latter would often follow as the ratio of ganglion-cell and nerve according to the view of HIs.

Further consideration of this question and of that of the evolution of nerve may perhaps find a place in Part II of the work, and, in the meantime, the brief statement may be permitted that my own present view of the evolution of nerve coincides in some respects with that outlined by the brothers HERTWIG in their "Medusen" memoir. There are indications in this direction in more places than one in the present paper.

Finally, it may be insisted that the question is still an open one, and the aim of the above discussion has been to point this out, as also the signs tending towards an ultimate compromise.

### **The degradation of ganglion-cells.**

Under this title it is intended to describe a sort of reduction or degeneration of ganglion-cells to the condition of mere nuclei embedded in a nerve-fibre. I am unaware that this factor has as yet received due recognition; certainly there would appear to exist no appropriate term by which to describe it.

By degradation of ganglion-cells is meant the losing of specific ganglionic characters and functions, when a cell, whose phylogenetic history is ganglionic, sinks to the position of a mere nucleus in the conducting fibre to which it has given origin.

The term will possibly meet with less opposition when it is recognised that the existence of the process is warranted by ascertained facts, and that one may believe it to take place without prejudice to any general ideas of nerve-formation.

It is likely that search in the literature of embryology would bring to light many examples of this process, here one only need be cited<sup>1</sup>). In their monograph on "Die Actinien" (p. 76) O. and R. HERTWIG say: "einige (Ganglienzellen) sind so klein, dass ihr Körper von fast nichts anderem als dem Kern gebildet wird etc." And a reference to tab. 6 of their memoir shows that many of the cells figured are strikingly like the small series about to be described here.

Among the ganglion-cells of the apparatus there are many bipolar ones in the mesoderm whose nerve-processes, as already described, pass in two directions. Examples have been figured in Fig. 15, plate 22, Figs. 31, 35, plate 23, and Figs. 43, 46, plate 24.

What may be regarded as the most primitive of these is the case of a bipolar-cell, like that in Fig. 43 or Fig. 46, in which, each of the two nerve-processes ceasing in the ganglion-cell, there is no direct passage through the cell. Such a cell must receive the impulse, and then transmit it along the other fibre. In other words the cell must be a centre for reflex-action. In a primitive nervous apparatus, just beginning to be centralised, if the nerve-processes of ganglion-cells are in contact, the impulse would be transmitted from cell to cell without passing directly through any of them.

A step in advance is where a direct passage is formed through the cell by making up the deficiency of nerve-fibre between the terminal ends of the two processes. The nerve-fibre is then continued right through the cell, as shown in Figs. 15 and 31; and the ganglion-cell, although the parent of the nerve-fibre, becomes almost an appendage of it. The matter reaches its climax, where, as in Fig. 44, the original ganglion-cell has become reduced, in consequence of loss of specific functions, to a mere nucleus embedded in the fibre to which it has given origin.

Attention may now be called to Figs. 79, 80 and 81 of plate 26. Considerations of space in the plates led to a resolution to refrain from publishing figures of the sections from which the cells shown in

---

1) Of course, what is known of the great variations of form in the ganglion-cells of the brain and sense-organs of higher forms is not forgotten.

these figures were taken; their number could have been much increased, and other examples from other forms may possibly find a place among the figures of part II of the work. All the cells of the figures cited are "nerve-cells", or, in other words, all retain traces of ganglionic origin. The cells are bi-polar, and their processes are axis-cylinders. An examination of the figures reveals a gradual passage from undoubted ganglion-cells, like some of those of Fig. 79, through cells which have still marked ganglionic features, to such as have hardly anything in common with bipolar ganglion-cells, except that, like them, they have given origin to nerve-processes leading in two directions from the parent-cell. For the present these few remarks may suffice, and the point may profitably be reverted to at some future period, when the origin of nerve and of nervous structures may be under consideration. Any history of these latter must take account of the variations among ganglion-cells; for everything points to the primary existence of these, and — it is a truism — without ganglion-cells there can be no nerve.

### **Preliminary remarks on permanent giant ganglion-cells in other forms.**

The following remarks to the end of the paper are intended to be of a preliminary character.

As intimated at the commencement of the present communication it is proposed that a second contribution, dealing with the transient nervous apparatus of some other Ichthyopsida, should be published with as little delay as possible. It may therefore be convenient to postpone any detailed consideration of the theoretical aspects of the work until then.

For, although in some other Ichthyopsida the transient system can be shown to possess features very similar to those here ascribed to it in *Raja*, there are great differences in the degree of its development, and, as stated in a preliminary paper<sup>1</sup>), it appears to be entirely absent in certain viviparous fishes, the gulf between the two extremes being partly bridged over by *Mustelus vulgaris*. Until all the facts obtainable are brought to bear on the problem it would be premature to discuss, except a preliminary fashion, the general morphological nature of the apparatus from what is known of it in one form.

From an early stage of the investigations it was foreseen that

1) No. 2.

some zoologists would immediately have recourse to *Amphioxus* as the form in which the key to the problem was to be sought, and already indications of such an intention are not lacking. In a letter from Prof. VON KUPFFER, quoted by KÖLLIKER in the new edition<sup>1)</sup> of the "Gewebelehre", among other statements in reference to the transient ganglion-cells, this passage occurs: — "es sind höchst wahrscheinlich ancestrale Elemente, die auf *Amphioxus* zurückleiten"<sup>2)</sup>.

1) No. 8, p. 172.

2) In VON KUPFFER's recent memoir, cited on page 330, the Munich anatomist has recorded some observations on these cells in *Petromyzon* embryos. According to FRORIER (in: *Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch.*, V. 3, p. 450) VON KUPFFER looks upon the transient nerve-fibres as the homologues of the dorsal spinal nerves of *Amphioxus*. It is not easy to understand why a supposed reduction in the branchial system, of whose former existence posterior to the pronephros there exists no evidence, should cause these nerves to become transitory. The whole hypothesis requires so many subordinate suppositions and depends so absolutely on a postulated genetic relationship of *Amphioxus* to the fishes, that its weakness is self-evident. Does *Amphioxus* ever present at any stage of its development evidence of a system of transient ganglion-cells and nerves? I have long suspected that investigation may ultimately give an affirmative answer to this question, at any rate, we are not at present in a position to deny the possibility of such being the case. Do the dorsal spinal nerves take their origin from large superficially-placed ganglion-cells? From a drawing by ROHDE, figured in WILLEY's 'Amphioxus' (fig. 46, p. 91) the answer to this query appears to be in the negative. Has *Amphioxus* an aggregation of hundreds of ganglion-cells on its spinal cord? Again the reply is no. Lastly, it may be asked, can VON KUPFFER bring all the undoubted facts of this paper into harmony with views, which, as I understand them, appear to rest solely on a framework of hypotheses?

Since the above was written, VON KUPFFER's memoir (*Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten*, Hft. 2, 1894) has reached my hands. After reading it, there seems to me to be no occasion for altering anything of the preceding criticism. In consequence of remarks that have been made to me by German colleagues I feel bound to state that in what relates to the transient system (so-called "ROHON's cells" of VON KUPFFER) the Munich anatomist has confirmed previous statements of my own, and in no respect has he recorded facts concerning it which had not previously been described by me. VON KUPFFER would appear to be unacquainted with the paper published in the *Proceedings of the Royal Society, London* 1889, otherwise he would have noted that the occurrence of these transient cells as there noted for *Petromyzon*, *Amphibia* and *Ganoidei* (*Lepidosteus*).

No doubt such a mode of disposing of the problem has its advantages — it is a simple solution, but withal a delusive one.

As long ago as 1889 it was noticed that in late stages of *Scyllium* there are ganglion-cells in the spinal cord which remind one strikingly of the giant ganglion-cells of *Amphioxus*. The description of these in *Scyllium* may be deferred until its transient nervous apparatus should have been considered. At the present juncture it may be stated that similar cells have also been found in older *Raja* embryos. Two such cells have been figured from embryos of *Raja batis* in Figs. 33 and 57. The first of these is from the anterior trunk-region of an embryo of 12,5 cm, the second from the tail of an embryo of 15,5 cm. In the former embryo the formation of the posterior fissure of the cord was about completed, and in the section drawn there was a large ganglion-cell with two processes extended across the fissure a little above the central canal. The same section also contained two degenerating ganglion-cells of the transient system lying at the summit of the fissure.

In the figure (Fig. 57) from the other embryo the ordinary ganglion-cells of the cord — especially the motor cells — are seen to be well developed. The posterior fissure, as evidenced by the natural break in the upper part of the wall of the canal, is barely complete. Stretching across the posterior fissure there is a large ganglion-cell with five poles, of which one is obviously an axis-cylinder process.

It would have been quite possible to have found other such cells "reminiscent" of *Amphioxus*, and even, after an immense amount of labour, to have determined their number in the embryo; but these cells make their appearance at a late period of the development when the embryo is of very large size. The lateness of their appearance must be emphasized; they are entirely absent in embryos of 45 mm and under, of which complete series were made; and only come upon the scene when the transient nervous apparatus is in course of degeneration. Therefore, the idea of a correspondence of this latter to the few giant ganglion-cells of *Amphioxus* may be dismissed as futile. If any cells in the cord of Elasmobranch embryos be the homologues of the giant ganglion-cells of *Amphioxus*, it must be the few deeper lying, "scattered" and isolated ganglion-cells, like the two described above.

Some other than the *Amphioxus* one would therefore appear to be requisite as the solution of the problem of the nature of the transient nervous apparatus of *Raja* and other forms.

At the same time the giant ganglion-cells of *Amphioxus* and the

few deeper lying ones of other forms would demand explanation. There are also in other fishes what are known as "MAUTHNER's fibres", and sometimes large giant ganglion-cells in connection therewith, of which an admirable account is given in VON KÖLLIKER's "Gewebelehre". All these elements may possibly be referable to the same category, but a detailed consideration may be postponed for another occasion, when what is known of similar structures in Invertebrata <sup>1)</sup> would also fittingly come under review.

### Degenerate condition of the apparatus in *Raja*.

In the preceding pages the fact has more than once been incidentally commented upon that the apparatus is subject to individual variations. These are of two kinds; the one concerns the general state of its development as a whole, the other its parts.

Some embryos exhibit a greater richness of ganglion-cells and nerves than others do, and this would be especially accentuated, if some of the embryos described were to be closely compared with others which were rejected because of a lower grade of development presented by the transient apparatus.

Although one meets again and again with similar pictures in the nerves of the system, no two embryos are exactly alike in the detailed characters of the apparatus. It cannot be said that any of these variations affect to an appreciable extent that part of it which lies at the summit of the cord. It is the nerves of the system, the vagrant ganglion-cells in the mesoderm, and those in the myotomes which vary most. Furthermore, it has been put on record that here and there individual cells, or groups of such, begin to degenerate in very early stages long before general atrophy has set in. Odd ganglion-cells are encountered, even when the apparatus is at its prime, which, having apparently no connection with other parts of the system, seem to be without any justification for existence.

There is, moreover, no very apparent symmetry of the apparatus; the ganglionic groups in the mesoderm seldom correspond on the two sides, and the nerves, though often obviously paired, are not invariably so. Even if paired, the one nerve may have a ganglionic composition very different from that of the other, on which there may be fewer or no ganglion-cells. It rarely happens that, where there is a

---

1) Of our knowledge of these excellent summaries have been given by SPENGLER and EISEN.

ganglion-cell in the myotome of one side, a corresponding one is to be seen in the myotome of the other side.

From all these facts the conclusion is forced upon one that the transient apparatus of *Raja* at any and every period of its existence is in a somewhat degenerated or vestigial form. It is not intended by this statement to imply that the system is disappearing from the ontogeny. The meaning to be attached to it is rather that, as judged by the marks of asymmetry and the absence of more definite form and structure, the apparatus is, perhaps, now no longer what it once was.

The constancy of its appearance in the development and its similarity in many other cases prove that it has not lost all its importance, even though the above characters should indicate some diminution in its value.

It is a natural question, which may need more detailed consideration on another occasion, whether the parts of this apparatus represent the sole transient elements in the development. A full consideration of this problem would be somewhat lengthy. For the moment the reader may be reminded of the "merocytes" of the yolk as an example in point. Other curious, apparently degenerate, cells are encountered in various embryos and in different positions. Two such have been figured in Figs. 69 and 70 of plate 25. The one lay in a section of the spinal cord, the other in the fore-brain, and both occur, like many others met with, in young embryos.

The nature of all these elements need not be discussed now. It may suffice to remind the reader that other transient and degenerate elements are to be encountered, and the explanation to be offered of them, with a full discussion of the nature of the transient nervous apparatus itself, may be deferred.

### **Comparison of the transient nervous system with the permanent one.**

It would appear to be a piece of superfluous labour to indicate with any detail the enormous morphological differences which separate the transient and the permanent nervous systems from each other.

These differences are apparent, and of so fundamental a nature as to negative any supposition that the one is merely an earlier edition of the other. The absence of segmental arrangement, and the limitation of the transient system to a restricted area of the embryonic body have been previously commented upon.

Its degeneration at a period coincident with the commencing histological differentiation of the permanent nervous apparatus is also very significant. There remains to be considered the possibility that the transient apparatus, like the pronephros, might be merely an earlier developed portion of the permanent apparatus. In a foot-note on page 399 several, to my mind, weighty objections have been urged against this view.

To them might be added the facts of the gradual suppression of the transient system with the initiation of uterine development, even among fishes, and its apparent absence in all forms above the Ichthyopsida. On, what I may perhaps term, VON KUPFFER's view of its nature these facts appear to admit of no reasonable explanation.

Founding upon the detailed account of its morphological nature given in the preceding pages, it may be briefly denied that there exists any morphological resemblance whatever between the two systems. The one precedes the other in the development, and is as unlike its successor in all morphological respects as the nervous system of an Invertebrate larva is different from that of the mature organism.

Every morphologist has a very definite conception of the points which characterise the Vertebrate nervous system, but can any morphologist state that in the transient nervous apparatus of *Raja* and other forms he encounters characters, which justify a conclusion that the system is that of a Vertebrate animal?

Do not both developmental and comparative histories demonstrate it rather to be *larval* in nature?

### **Preliminary remarks on Development by substitution of organisms, or antithetic alternation of generations.<sup>1)</sup>**

It is one of KLEINENBERG's services to have established the principle of the development by substitution of organs — “die Entwicklung durch Substitution von Organen”. This, even more than the principle of change of function, whose discovery we owe to DOHRN, forms a foundation-stone of the Science of Comparative Embryology.

But, possibly, there may be another and parallel process of far-reaching importance, and this might be termed “development by substitution of organisms”. In other words, as elsewhere in-

1) For more recent developments of the questions here discussed see three short papers by MURRAY and myself, in: Anat. Anz., Bd. XI, 1895, p. 234—255.

licated, Metazoan development may turn out to be, like metaphytic reproduction, a form of antithetic alternation of generations.

Owing largely to a disastrous pursuit of the will o' the wisp of recapitulation, our knowledge of the laws governing the embryology of animals lags far behind what the botanists have already gleaned regarding those of plant-development. Among all but the lowest plants antithetic alternation is now clearly established, and the brilliant morphological researches of BOWER<sup>1)</sup> need only be mentioned as illustrating recent remarkable advances in this field. Whatever else the embryologist may do, he cannot conscientiously shut his eyes to the patent fact that alternation of generations of this kind does obtain in some animals, although, at the moment, he may fail to recognise the universality of its presence in the Metazoa.

But science moves apace, and the day may dawn when alternation of generations will no longer be viewed as the exception — when it will have taken its position as **the law** of development. Then, and not until then, we shall perceive more clearly the fundamental unity, which underlies organisation and development in the animal and vegetable kingdoms, — a unity perhaps conditioned by a similar marine pelagic origin.

Spore-formation and a spore-producing generation would, in the tacit opinion of practically every embryologist, appear to be quite absent in the Metazoa, except, perhaps, in a few special and doubtful cases, like the *Dicyemidae* and the Trematoda.

Why this spore-formation and the corresponding spore-bearing generation should have been suppressed, or disguised, in the Metazoa — assuming that they once obtained — are problems for the earnest consideration of the embryologist. If one should recognise with the writer that antithetic alternation may be regarded as an universal law of Metazoan development, there would be a strong temptation to cite BOWER's researches and results on apospory in certain ferns as giving an indication of a possible way in which spore-formation became suppressed in animal development. His results remind one in a striking fashion of the way in which the mature form arises on a larval foundation in more than one Invertebrate.

These few remarks on an intensely interesting but difficult subject may bring home to the reader a conviction that the bare fact of the

1) BOWER, F. O., Studies in the morphology of spore-producing members. — Equisetineae and Lycopodineae, in: Phil. Trans. R. Soc. London, V. 185, 1894.

presence of two distinct nervous systems, of different morphological characters, in the development of one of the lower Vertebrates may be something with all important bearings on our ideas of the nature of animal development.

It may, perhaps, be in place to consider briefly the particular case dealt with in this memoir.

In the description of an embryo of 71 mm (page 369) the following passage was emphasised: — "it is of some significance to note that the embryo is now making for the adult form". This statement certainly calls for amplification and explanation.

Whilst the transient apparatus of ganglion-cells and nerves is in a state of functional activity, other organs, i. e. those of the embryo, are only in course of development, or, at most, in the early stages of histological differentiation. Obviously there is some mystery to be here explored, a problem to be solved. It is somewhat difficult to explain, without the aid of an extended theoretical discussion, the interpretation, widely divergent from the current one, which the writer puts upon the facts of development — an interpretation withal entirely at variance with either of two subordinate explanations, having as their common starting-point the piscine nature of the developing organism as a whole from the moment that gill-pouches and notochord, to name only these, are formed.

According to the generally accepted view a skate embryo is a young fish from the moment of formation of its gill-clefts, and this is taken to be true of its whole organisation. From this basis the opinions of embryologists diverge. To some the development is a direct epigenesis in which part is gradually built-up upon part during the ontogeny. With an important reservation this view may be adopted here. To others the embryo is gradually changed from time to time into a form belonging to a higher class; and in this way it becomes transformed without the occurrence of any great break, into the specific form of the parent. In other words it recapitulates the stages of its ancestry in its own development.

From the standpoint of the writer this can only be admitted to a limited extent concerning the organs, and to the organism as a whole any repetition of the ancestry must be denied. Regarding the former view, a gradual passage of the embryo to the adult form would, in my opinion, only hold good for the embryo itself apart from its transitory or larval foundation.

In certain cases, as in the *Pilidium* development of a Nemertine,

there is an abrupt passage <sup>1)</sup> from the transitional stage, i. e. from the larva, to the mature form. In others again there is a gradual substitution of a larval or asexual by an adult or sexual organism. According to my interpretation of the facts, in the skate the change would appear to be somewhat gradual, except at one point contemporaneous with the initiation of degeneration in the transient nervous apparatus.

Prior to that period the "embryo" had little likeness to a skate. It bore more resemblance to the "embryo" of a shark or dog-fish (*Scyllium*), and the latter is only similar to a dog-fish in being rounded in form. To state the matter more plainly, the "embryo" is unlike any existing adult organism, and the sum-total of its organisation does not reflect the functional form of that of any existing organism, some of its organs being as yet only in course of development, others, like the sexual organs, only in an undifferentiated condition. Assuming for the moment that the development were here an obvious antithetic alternation of generations, where the sexual organism gradually replaced an asexual one, which, as in plants, was the seat of origin of the former, what would conceivably be the course of events, when the one organism gradually replaced the other?

The two organisms would exist functioning together, until the one outweighed, overcame, and then, finally, suppressed the other. What KLEINENBERG has demonstrated in cases of substitution of organs would take place here. The one organism, the sexual form, originating upon, not from, an asexual generation, would gradually encroach more and more upon the latter, and, when it had attained a certain degree of functional value, it (the sexual form) would compel the suppression and extinction of the asexual generation.

And this, according to my view, is precisely the natural interpretation to be placed upon the facts in the instance under discussion.

There would appear to be, in disguised form, two generations contained in what is usually designated "a young skate embryo" <sup>2)</sup>. The development only differs in essentials from that of plants <sup>3)</sup> in that the one generation (here the sexual one) begins to arise on the

---

1) Another striking instance is that of the "metamorphosis" of *Actinotrocha* into *Phoronis*.

2) This is, of course, if one includes the blastoderm.

3) The conclusions here outlined were originally arrived at independently of any considerations as to the nature of plant-development. The factors of animal-development alone led to a suspicion, and then to a recognition, of an antithetic alternation.

other (the asexual one) at a very early period after the fertilisation of the egg. The two are never separate, but are so interblended that it is a matter of great difficulty to separate analytically the one from the other.

At first the asexual form, in a reduced condition, obtains the start, and gets into a position to develop its nervous system, — a system, as we have seen, totally different in characters from the nervous system of a Vertebrate animal. But, meanwhile, the future sexual form has been making slow but sure progress in its development, and, anon, a period arrives when the two cannot co-exist as of equal functional value. As shown by commencing degeneration of its nervous system, the asexual form begins to get suppressed, and in the skate-development this appears to be brought about by a sudden spurt on the part of the sexual generation.

Previously, the organism apparent to our vision lacked many of the most essential characters of the skate, and its sex could not be determined. Now, and now for the first time, it becomes very markedly flattened. Its pectoral fins commence their growth forward, and its organs are getting into something like the adult form and histological condition. Thus, the thymus is now free from the gill-clefts, the cells of the cord and of the spinal ganglia are becoming distinctly ganglionic, the permanent canal of the nervous system is in course of formation, and, of some import, the sex of the organism becomes obvious even from the external characters. These points alone sufficiently emphasise the great changes in operation, changes all tending towards the attainment of the adult form<sup>1</sup>).

---

1) It appears to be an universal rule in animal-development that the alimentary canal of the larva should be carried over into the service of the adult organism. A curious phenomenon in Vertebrate development, and probably generally present, is the closure of the embryonic oesophagus, and its persistence in this condition for a prolonged period of the development. This remarkable fact has been commented upon by BALFOUR and by MARSHALL and BLES, but no adequate attempt to explain it has ever been made. According to my view the matter is quite simple. The larval gut is not primarily adapted to serve as the alimentary canal of a Vertebrate, and it closes either because it is no longer functional in the larva, or because it requires to be, as it were, rebuilt before it can serve as the gut of the Vertebrate. Both reasons may possibly be at the bottom of the anomaly. DE MEURON has offered a solution which, if acceptable, would only apply to Mammals, for it evades, though noting it, the circumstance that the phenomenon is of general occurrence among Vertebrata. The reasons assigned by him to

They appear to be adequate to account for the degeneration of the transient apparatus, and they tally exactly with the possible course of events foreshadowed under the hypothesis sketched above.

The theoretical bearings of the facts of this memoir would only have justice done to them by an extended discussion of the nature of both Metazoan and Metaphytic modes of reproduction in general<sup>1</sup>). At the risk of being misunderstood the writer has deemed it fitting to put on record this brief epitome, in order that one day it may not be overlooked that, in describing facts concerning this transient apparatus, the factors in the development of *Raja* pointing to an obvious antithetic alternation of generations were not entirely ignored; and that it was recognised that the development of the skate furnished one instance of such alternation universal for the Metazoa.

The alternation in different Metazoa would appear to vary widely in its details, and these differences require to be worked out for a great many forms. This statement is intended to indicate that the writer does not assume one universal mode in which the sexual generation replaces the asexual one. The only general thesis to be enunciated is that all Metazoan development from the egg is fundamentally an antithetic alternation of generations, and that, directly or indirectly, there is invariably a substitution of organisms.

Amphioxus is unquestionably an interesting animal, but any supposition that in its organisation and life-history the key to every puzzling problem in Vertebrate morphology is hidden must be carefully guarded against.

Our task would not by any means be finished, even though we were in a position to refer every organ in the Vertebrate back to Amphioxus. There exists a tendency to be satisfied with half-expla-

---

account for it are growth in the Ichthyopsida and atrophy of the posterior part of the branchial region in the Amniota. (Comp. DE MEURON, in: C. R. Acad. Paris, V. 102, 1886, p. 1403).

1) If it be admitted that in both kingdoms the reproduction of the higher forms (Metazoa and Metaphyta) is bound up with an obvious, or disguised and reduced, antithetic alternation of generations, we are led to the recognition of a new and fundamental distinction between the higher animals and higher plants. In the former it is the sexual generation which attains higher and higher morphological differentiation, while the asexual generation suffers a progressive reduction and degeneration. As we ascend the plant-series the conditions are reversed, the sexual generation becoming more and more reduced with the higher evolution of the asexual generation.

nations of embryological fact, and this forms a very serious obstacle in the way of progress.

Sooner or later a conviction may dawn upon investigators, that the laws governing animal development lie deep, and that to discover them we must also take wider and more comprehensive views of our problems.

Moreover, it should not be forgotten that little things, like a few stray ganglion-cells, may hide an all-important story, and that here, as elsewhere, in the apparent exception itself the key to the mystery often lies concealed.

### Abstract.

In this paper some of the results of investigations into the transient nervous apparatus of certain Ichthyopsidian embryos (on which the author has been engaged for several years) are described. The researches are a continuation and extension of previous work on similar structures in *Lepidosteus osseus*, of which a preliminary account <sup>1)</sup> was presented to the Royal Society of London in 1889. The first part of the paper is devoted to the description of the development, growth, and degeneration of a transient apparatus of ganglion-cells and simple nerves, as demonstrated by the aid of a progressive series of upwards of 120 skate embryos, whose sizes range from 5 mm to upwards of 19 cm.

Following on this, a general summary of the development of the apparatus, of its probable functions and of its fate is given. At the close of the paper the question of antithetic alternation of generations or "development by substitution of organisms" is briefly discussed, and an attempt is made to prove that such an alternation can be traced in Vertebrate development, more especially in that of lower Vertebrates like *Raja*.

Development of the ganglion-cells of the apparatus. — When sections of early embryos (5 mm) of *Raja batis* are examined, it is seen, more especially in the region of the pronephros and for some distance caudad, that, at a period when the cells of the future spinal ganglia are wandering out from the lips of the cord, there are among them and on the cord itself certain cells in the act of assuming ganglionic characters. This formation of ganglion-cells begins immediately in front of the pronephric region, and, gradually

---

1) BEARD, J., On the early development of *Lepidosteus osseus* (preliminary notice), in: P. R. Soc. London, V. 46, p. 115—118.

extending backwards, it finally stretches over the region of 25—26 somites.

By the time all the gill-clefts are formed this region of the cord has a tessellated roof of ganglion-cells.

In a single transverse section from two to eight of these ganglion-cells may be present. In *Raja batis* the average number in the region of a mesoblastic somite is about 20, and the total of those on the cord cannot be less than 500—600. Most, if not all, these central ganglion-cells are multipolar, and they lie in a close meshwork of their processes. The crossing of fibres from side to side is often very apparent in transverse sections. The nerve-processes of these cells are described further on.

The portion of the apparatus at first developed is subsequently somewhat reinforced by cells arising further back, even to the tail-end.

An explanation is offered of the feebleness of this posterior portion, and it is regarded as due to a carrying-back of parts of a larva (represented by the blastoderm) into a region far beyond the blastodermic limits, owing to the raising-up of the embryonic body from the blastoderm and its growth backwards.

Peripheral ganglion-cells of the transient system. — This title is used purely in a descriptive sense to classify all those ganglion-cells of the transient system, which do not lie at the top of the spinal cord, but are met with either in the mesoderm, or in the myotomes, or just underneath the epiblast.

Going back to sections of early embryos the description of certain cells among the wandering cells of the spinal ganglia, as previously mentioned, is taken up.

Some of the cells upon and among the cells of the future spinal ganglia are seen to be becoming ganglionic. They are also in course of migration into the mesoderm, and the goal, towards which they appear to strive, is the apex of the myotome. So manifold are the appearances presented by these wandering ganglion-cells, that it is difficult to give an account of them without describing a great number of special cases. One frequent feature is a tendency on the part of the wandering cell to spin nerve-processes in the course of its migration. The processes are referred to again in treating of the nerves of the system. Many of the wandering ganglion-cells become applied to, or mixed-up with, nerves of the transient system. Another favourite resting-place appears to be the epithelium of the myotome-apex. Sometimes they form such regular members of this epithelium that one is tempted to a belief in their origin in loco.

Occasionally one finds two such cells, directly opposite each other, one in each myotome of the two sides. Such a find is interesting as being an indication of a former greater symmetry of the apparatus. The peripheral or vagrant ganglion-cells are usually bipolar with two processes, but some give no evidence of the existence of any processes whatever. Often the cells form chains reaching from the centre to, and even over, the tip of the myotome.

Transient nerves of the system. — Young embryos also reveal an early formation of nerve-processes spun by the ganglion-cells themselves. Especially is this true of the central ganglion-cells. The process of the spinning of fibres is illustrated and described in detail. All the processes tend either in the direction of the epiblast, or in that of the apex of a myotome. In the latter case they make their way along its outer side lying closely under the epiblast. They often, but by no means invariably, occur in pairs one on each side of the body, or so nearly opposite, that a conclusion as to their frequently paired character seems to find a warrant. No more than any other parts of the system do these nerves manifest traces of segmental arrangement. Usually the nerves arch over the myotome, sometimes they pierce it in their course. It is a little doubtful whether the final termination of any of these nerves has been determined, although many of them have been followed downwards far below the segmental duct. Probably some of them make their way on to the yolk-sac, and this is the more probable seeing that they cease where the embryo leaves the yolk-sac.

For a long time the nerves are merely naked axis-cylinders, and they are very seldom made up of more than one fibre. In later stages "nuclei" occur upon them.

Whilst most of them are undoubtedly only processes of single cells, others have a more complicated build, being composed of a plexiform arrangement of ganglion-cells and nerve-processes. Often there occur ganglion-cells, applied end to end, in the course of the nerve, still more frequently there is a coating of such cells upon the fibre.

In the build of these nerves all sorts of bewildering variations are met with in different embryos.

As to the functions of these nerves the conclusion now drawn is that it is a sensory one, and this is held to be true of the whole apparatus.

The system as described is often well-developed in embryos of

9 mm, in which other organs of the animal are only in their very beginnings; it persists intact, until the embryo is upwards of 43 mm in length, and about then reaches its culmination. Degeneration does not as a rule set in, however, until the embryo attains a length of nearly 70 mm.

The period of functional activity appears to be a prolonged one in *Raja batis*, far longer than in any other form yet investigated. In other forms its life-period may be represented by weeks, or even by days, instead of by months.

In *Raja batis* it remains quite normal for two months or longer of the 17 months of the embryonic development within the egg-capsule. Then it enters upon the long slow path leading to complete degeneration, the end of which is reached in 12 months or more.

The degeneration of the various elements is described in detail in the paper. Apart from odd members of the vagrant ganglion-cells the nerves appear to be the first to die. Their degeneration is followed by a slow atrophy of the ganglion-cells, and in fact, as indicated in the *Lepidosteus* paper<sup>1)</sup> and now extended to include the nerves, the whole series of changes undergone by these cells corresponds exactly to that degeneration and death of nerve-cells and nerve-fibres which the pathologists term "simple atrophy". This occurs normally in every embryo, and in the paper the histological changes are illustrated and described in some detail.

After a section devoted to a discussion of the mode of nerve-development in the transient apparatus, a few lines are assigned to the description of a process termed "degradation of ganglion-cells". "By degradation of ganglion-cells is meant the losing of specific ganglionic characters and functions, when a cell, whose phylogenetic history is ganglionic, sinks to the position of a mere nucleus in the conducting fibre to which it has given origin."

Another section is given over to "preliminary remarks on permanent giant ganglion-cells" in other forms, including those of *Amphioxus*. Against the views of others it is urged that in older *Raja* and *Scyllium* embryos ganglion-cells occur which are perhaps the homologues of those of *Amphioxus*, and several decisive objections are stated to VON KUPFFER's attempts to seek equivalents to the transient nerves in the posterior nerve-roots of *Amphioxus*.

Still further on it is pointed out that, even at its prime, the

---

1) op. cit. p. 117.

transient apparatus exhibits signs of degeneration, i. e. of being in a somewhat vestigial form. And in another section it is briefly shown, that there exists no morphological resemblance whatever between the transient and permanent nervous systems, and that the one cannot be regarded as an earlier developed portion of the apparatus, which succeeds it.

The concluding section of the memoir treats, in a preliminary fashion, of development by substitution of organisms, or antithetic alternation of generations.

Among other things an attempt is made to show how in the development of the skate a sexual form (the skate embryo) arises by substitution on an asexual foundation or larva, the former gradually replacing the latter.

There would appear to be, in disguised form, two generations contained in what is usually designated "a young skate embryo". The one generation (here the sexual one) begins to arise on the other (the asexual one) at a very early period after the fertilisation of the egg. At first the asexual form, or reduced larva, obtains the start, and gets into a position to develop its nervous system. Meanwhile the future sexual form has been making slow but sure progress in its development, and, anon, a period arrives when the two cannot co-exist as of equal functional value. As shown by commencing degeneration of its nervous system, the asexual form, or larva, begins to get suppressed, and in the skate-development this appears to be brought to pass by a sudden spurt on the part of the sexual generation.

Previously the organism apparent to our vision lacked many of the most essential characters of the skate, and its sex could not be determined. Now, and now for the first time, it becomes markedly flattened, its pectoral fins commence their forward growth, its organs are getting into something like the adult form and histological condition, the cells of the cord and of the spinal ganglia are becoming distinctly ganglionic, the permanent canal of the central nervous system is in course of formation, and, of some import, the sex of the organism becomes obvious even from the external characters.

These points indicate the great changes in operation, changes all tending towards the attainment of the adult form. The thesis is stated that all Metazoan development from the egg appears to be fundamentally an antithetic alternation of generations, and that directly or indirectly there is invariably a substitution of organisms.

It is also suggested that, while in the higher plants the sexual generation becomes more and more reduced with the higher evolution of the asexual generation, in the animal kingdom the conditions would appear to be reversed, as we ascend the scale; for here the sexual generation would be the one to attain higher and higher morphological differentiation with a progressive reduction and degeneration of the asexual generation or larva.

### Appendix a.

Table of sizes, number of somites and state of gill-clefts or pouches  
(*R. batis*).

number of embryo	size		somites	gill-clefts or pouches					
				spiracle	I.	II.	III.	IV.	V.
160	5	mm	45	p.	p.				
93	5—6	"	49—50	p.	p.				
134	5,25	"	54—55	p.	p.	p.			
135	6	"	60	p.	p.	p.	p.		
100	5,5	"	55	p. (?)	p. (?)	p. (?)	p. (?)		
129	8	"	76	p.	o.	p.	p.		
81	8	"	75—80 (?)	p.	o.	p.	p.		
141	9	"	83	p.	o.	p.	p.		
142	9	"	85	p.	o.	nearly o.	p.		
143	10	"	86	p.	o.	p.	p.		
412 b	10	"	about 90	p.	o.	o.	p.	p.	
552	10	"	95—97 (?)	p.	o.	o.	p.	p.	
							(reaches skin)		
562	10	"	92 about	p.	o.	o.	p.		
70	9,5	"	about 90	p.	o.	o.	p.		
419	10,5	"	about 90	p.	o.	o.	p.	p. (?)	
564	10,5	"	99	p.	o.	o.	o.	p.	
							(one side)		
4	10	"	100	o.	o.	o.	p.	p.	
551	10,25	"	97	nearly open	o.	o.	p.	p.	
563	10,5	"	106	p.	o.	nearly o.	p.	p.	
163	10,5	" (?)	101	o.	o.	o.	p.	p.	p.
164	10,5	" (?)	101	open on one side	o.	o.	p.	p.	p.
198	13	" (?)	100	o.	o.	o.	o.	p.	p.
411	12	"	104 (?)	o.	o.	o.	o.	p.	p.
424	12	"	110—112	o.	o.	o.	o.	p.	p.
156	12	"	104	o.	o.	o.	o.	p.	p.
180	12	"	111	o.	o.	o.	o.	o.	p.
158	14	"	104	o.	o.	o.	o.	p.	p.
430	14,5	"	— <sup>1)</sup>	o.	o.	o.	o.	o.	o.

o. = open. p. = pouch.

1) probably 135—140.

## Appendix b.

The comparison with RABL's finds in *Pristiurus* in the following summary may be useful:

<i>Raja batis</i> . somites.	<i>Pristiurus</i> . somites.	state of gill-slits.
45 to 50	23—27	2 pouches.
54—58	31—36	3 pouches.
70—80	40—46	4 pouches, of which the first branchial is opening.
97—101	54—56	5 pouches, of which the spiracle and first and second branchials are open.
85—90	—	4 pouches (fifth forming), of which first and second branchials usually open.
100—101	66—68	5 pouches formed, sixth in formation, 3 open and a fourth on point of opening.
104	74	all 6 formed, 4 open and a fifth on point of opening
111—124	—	5 open.
135	—	6 open.

It is difficult to bring the two tables into exact correspondence, for there is some variation on *Raja* in the period of the actual rupture of the various pouches. Thus in No. 564 the spiracle has lagged behind and is still closed, although the third branchial is open on one side. RABL correctly states that the spiracle usually only opens after the first and second branchials.

---

### List of literature cited.

1. BALFOUR, F. M., A monograph of the development of Elasmobranch Fishes, 1878.
2. BEARD, J., The early development of *Lepidosteus osseus*, in: P. R. Soc. London, 1889, V. 46, p. 108—118.
3. — The transient ganglion-cells and their nerves in *Raja batis*, in: Anat. Anz., (1892) V. 7, p. 191—206.
4. BURCKHARDT, K. R., Histologische Untersuchungen am Rückenmark der Triton., in: Arch. mikr. Anat., V. 34, p. 131—156, with 2 plates, 1889.
5. DOHRN, ANTON, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. No. 17. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histologische Untersuchungen, in: Mt. Zool. Station Neapel, V. 10, p. 256—341, with 7 plates, 1891.
6. FRITSCH, G., Ueber den Angelapparat des *Lophius piscatorius*, in: SB. Akad. Berlin, 1884, p. 1—7. — Also: Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius* L., in: Arch. mikr. Anat., V. 27, 1886, p. 13—31, tab. 3 and 4.
7. KLEINENBERG, N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*, in: Z. w. Zool., V. 44 (1886), p. 1—227, with 16 plates.
8. KÖLLIKER, A. VON, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl. V. 2, (1893).
9. KUPFFER, CARL VON, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten (Referat), in: Verh. Anat. Ges., 1891, p. 22—55.
10. MAYER, PAUL, Die unpaaren Flossen der Selachier, in: Mt. Stat. Neapel, V. 6, (1885), p. 217—285, with 5 plates.
11. ROHDE, EMIL, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von *Amphioxus*, in: Zool. Anz., V. 11 (1888), p. 190—196, and under the same title in extenso, in: SCHNEIDER'S Zool. Beitr., V. 2, 1888, p. 169—211, with 2 plates.
12. RETZIUS, GUSTAV, Die nervösen Elemente im Rückenmark der Knochenfische, in: Biol. Untersuchungen, N. F. V. 5, 1893.
13. ROHON, VICTOR, Zur Histogenese des Rückenmarks der Forelle, in: SB. Ak. Wien, 1884, p. 39—57, with 2 plates.
14. STIEDA, LUDWIG, Studien über den *Amphioxus lanceolatus*, in: Mém. Acad. St. Pétersbourg, V. 19, 1873, with 4 plates.
15. STRASSER, H., Alte und neue Probleme der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems, in: Ergeb. Anat., V. 1, 1892, p. 721—769.

## Explanation of Plates.

### List of reference letters.

<i>c. c</i> capsule cells,	<i>n. p</i> nerve-process of a ganglion-cell,
<i>ct</i> cartilage,	<i>s. d</i> segmental duct,
<i>d. c</i> degenerating cell,	<i>s. n</i> sub-epiblastic transient nerve,
<i>ep</i> epiblast,	<i>sp. c</i> spinning ganglion-cell,
<i>g</i> gut,	<i>tn</i> transient nerve,
<i>gl. c</i> transient ganglion-cell,	<i>v</i> vacuole in a degenerating ganglion-cell,
<i>gl. c. c</i> centrally lying transient ganglion-cell,	<i>w. gl. c</i> wandering transient ganglion-cell.
<i>l. l</i> lateral line,	
<i>l. n</i> lateralis nerve,	
<i>mp</i> myotome,	
<i>n</i> notochord,	

Unless otherwise described, all the figures relate to *Raja batis*. All the figures were drawn with the aid of an ABBE camera. The following lenses were used, and their approximate magnifications are given below.

ZEISS A, ocular 2 = 50 diameters; HARTNACK 5, oc. 2 = 140.

ZEISS D, oc. 2 = 225; ZEISS D, compensat. oc. 4 = 230.

ZEISS F, oc. 2 = 500; ZEISS F, compensat. oc. 4 = 525.

SEIBERT 4 mm apochromatic, oc. 2 = 225.

LEITZ 2 mm pantachromatic, oc. 2 = 500.

The figures on Plates 22, 23, 24, 25 have been reduced by the lithographer to two-thirds of their former size. This is indicated in the description by such figures as  $225 \times \frac{2}{3}$ . Except where otherwise stated, the figures are portions of transverse sections.

### Plate 22.

Fig. 1. Shows the dorsal portion of the spinal cord, where certain of the cells have taken on ganglionic characters. To the left of the figure are two such, which have spun out processes towards the muscle plate. The cells of the future spinal ganglion are still migrating from the lips of the cord. Embryo No. 155. About 9.5 mm, 100 somites. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 2. The right side of the apex of the cord shows six cells taking on ganglionic characters. The cells of the spinal ganglia are in course of migration. Embryo No. 135, 60 somites. Magnif. LEITZ 2 mm, oc. 2 =  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 3. Portion of another section from the same embryo. An earlier stage in the development of the transient ganglion-cells. The central ones are still largely covered in by cells of the spinal ganglia. One or two are in process of migration along with the latter. To the left of the figure a nerve-process is seen passing out. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 4. From the same embryo as Fig. 2. Shows the migration of ganglion-cells from the lips of the cord. To the left are two such which have already wandered to the tip of the muscle plate. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 5. Is again intended to illustrate the early development of the transient ganglion-cells. Four central ones are seen in the cord, and among the cells of the spinal ganglia are three wandering transient ganglion-cells. Pronephric region. Embryo No. 134, 54—55 somites, 5.25 mm. Magnif. LEITZ 2 mm,  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 6. Shows the formation of a nerve chain by the application of ganglion-cells end to end. Also transient cells wandering from the cord. Embryo No. 141. Magnif. (SEIBERT, 4 mm)  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 7, 8, 9. Three consecutive sections from embryo No. 141. To show the course and build of sub-epiblastic nerves formed by chains of ganglion-cells, on each side of the body. Also their connection with central ganglion-cells. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 10. From the same embryo. It shows more particularly a transient ganglion-cell spinning a fibre over the muscle-plate. Magnif.  $230 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 11. From embryo No. 141. The figure is very similar to the preceding one. In addition it shows three central transient ganglion-cells. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 12. A section from the same embryo, but ten sections further forward. Five central ganglion-cells are depicted, of these three are in the act of spinning nerve-processes. Magnif. (SEIBERT 4 mm)  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 13. In this figure, which is from the same embryo, a nerve-process of a central ganglion-cell is shown passing between the myotome and epiblast. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 14. A ganglion-cell resting on the tip of the myotome with nerve-process spun to the centre in the spinal cord. Embryo No. 143, 10 mm, 86 somites. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 15. A section from the same embryo. The figure shows a bipolar transient ganglion-cell which, by means of its nerve-processes, bridges over the gap between the myotome and the spinal cord. Embr. No. 143. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 16. Shows a ganglionic nerve-chain and wandering ganglion-cells. The central cells are only becoming ganglionic. Embr. No. 143. Magnif. as before.

Fig. 17. On the right a group of transient ganglion-cells projecting towards the myotome, on the left a ganglion-cell engaged in spinning a fibre as in Figs. 11 and 12. Embr. No. 143. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 18. A large group of transient ganglion-cells partly lying at the apex of the cord and partly extending in a chain-like fashion to the apex of the myotome. Embr. No. 81, 8 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 19. From the same embryo. The figure shows the extension of transient nerve-fibres in this embryo. Magnif. as above.

Fig. 20. From the same embryo. The commencement of the spinning of a fibre by a central transient cell. Magnif. as in Fig. 18.

Fig. 21. A section from an older embryo (No. 157, 100 somites). On the right a fine nerve-fibre is seen passing from a central ganglion-cell, while the corresponding fibre of the other side has a number of transient ganglion-cells applied to it. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 22. The figure shows the arrangement of the central ganglion-cells in a section from a 10 mm embryo (No. 410) treated with chrome-osmic-acetic acid. On each side a transient sub-epiblastic nerve is seen, the one on the right of the figure having two applied ganglion-cells in its course. A more complete figure of the sections in the immediate neighbourhood is given in Fig. 24. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

### Plate 23.

Fig. 23. A combination of several sections. To show how far the course of the two sub-epiblastic nerves figured could be traced. Embryo No. 410.

Fig. 24. A second combination from several sections of the same embryo. To show the origin, nature of formation, and build of two other sub-epiblastic nerves. The ganglion-cells on each side should be noted, as well as their application end to end. The figure again shows the furthest limits to which the nerves could be traced. See also Fig. 22 and Fig. 24a (plate 26). Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 25. A third combination of three sections from the same embryo. In the first section the nerve process extended from the ganglion-cell to the tip of the myotome, and there was also a small piece of nerve-fibre opposite the segmental duct. The second section revealed a short piece just outside of and near the top of the myotome, while in the third section the gap between the latter piece and that opposite the segmental duct in the first section was completed and filled-in by a long intact stretch of fibre reaching nearly the whole length of the myotome. On the right of the figure a process of a ganglion-cell touching the epiblast. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 26. Shows a transient ganglion-cell lying in the outer epithelium of the muscle-plate and near the apex of the latter. No nerve fibre connecting it in any way with other elements of the transient system was detected. Embr. No. 343, 17 mm, about 133 somites. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 27. A glassy-looking group of degenerating transient ganglion-cells lying near the skin on the level of the notochord in embr. No. 255, (71 mm). Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 28. Four central ganglion-cells, one of which has formed a nerve-fibre. To the latter three other ganglion-cells are applied. Embr. No. 343. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 29. A similar sub-epiblastic nerve from the same embryo. Here there is also a ganglion-cell applied to the nerve still further along and between epiblast and myotome. Magnif. (SEIBERT 4 mm),  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 30. A sub-epiblastic nerve-fibre given off by a central ganglion-cell, but here ganglion-cells are applied to each side of the fibre. In other sections the nerve is continued onwards between myotome and epiblast. Embr. No. 343. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 31. A bipolar ganglion-cell with one process sub-epiblastic, the other applied to a central ganglion-cell and process; embr. and magnif. as before.

Fig. 32. Shows two sub-epiblastic nerves with applied ganglion-cells. A combination of three sections. Embr. No. 164, 10 mm, 101 somites. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 33. A section of part of the spinal cord of a very much older embryo (No. 263, 12.25 cm), to show a ganglion-cell stretching across the posterior fissure. Magnif.  $140 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 34. A transient ganglion-cell and nerve lying between the lateral line (*l.l*) and myotome (*m.p*) in an embryo (No. 245) of 54 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 35. A bipolar transient ganglion-cell lying on the cells of the spinal ganglion (*sp.g*), with nerve processes as in Fig. 31. Embr. No. 48, 20 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 36. Ex-centric groups of ganglion-cells, in addition to those lying in the centre, with nerve-fibres and applied "nerve-cells" and capsule-cells. Embr. 209, 34 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 37. A combination of several sections from the same embryo, showing the central cells, on the right side a sub-epiblastic nerve with many applied ganglion-cells, and on the left a similar nerve with applied "nerve-cells". Magnif. as before.

Fig. 38. A transient ganglion-cell lying in the apex of the myotome with its nerve process extending towards the centre. Embryo No. 192, 22 mm. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 39. A combination of two sections from the same embryo. The figure shows a curious group of transient ganglion-cells, resting on the apex of a spinal ganglion. Nerve processes of two of the former, as well as of a central cell, are shown. Magnif. as before.

Fig. 40. In addition to the central cells, the figure shows a group of ganglion-cells, provided with capsule cells, lying in the mesoderm. In other sections a sub-epiblastic nerve passed off from this group. Embr. No. 237, 45 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

## Plate 24.

Fig. 41. A compound sub-epiblastic nerve, partly made up by a ganglion-cell almost central in position, and partly by applied ganglion-cells. Embr. No. 430, 14,5 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 42. A remarkable "plexus" of ganglion-cells and fibres arching over the myotome, from the ganglion-cell nearest the cord a nerve fibre reaching to the centre. The drawing is a combination of two consecutive sections. Embr. No. 192 (see Fig. 38). Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 43. From the same embryo as the preceding. A bipolar cell with processes towards the centre and over the myotome apex. Magnif. as before.

Fig. 44. Five central ganglion-cells, but, more particularly, a nerve-fibre formed by a reduced ganglion-cell. Embr. No. 219, 37,5 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 45. From the same embryo as Fig. 21. The figure shows to the right a ganglion-cell lying in the cutis-layer of the myotome, as also two curiously constructed sub-epiblastic nerves. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 46. A bipolar transient ganglion-cell with its two nerve-processes. Embr. No. 201, 25 mm. Magnif. (SEIBERT 4 mm)  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 47. From the same embryo. Three central ganglion-cells, with capsule-cells (*c.c.*). One ganglion-cell to the right has spun a long sub-epiblastic fibre. Magnif. as before.

Fig. 48. A transient nerve-fibre, with applied ganglion-cell, piercing the myotome. Embr. No. 441, 21 mm (chrome-osmic-acetic acid preparation). Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 49. A transient nerve-fibre with nerve-forming nuclei. Embr. No. 219 (see Fig. 44). Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 50. A fine example of a nerve fibril spun by a central cell. Embr. No. 453 (preparation sublimate-bichromate-osmic mixture). Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 51. A remarkable chain of transient ganglion-cells. Embr. No. 180, 12 mm, 111 somites. Magnif. (SEIBERT 4 mm)  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 52. Applied ganglion-cells in the course of forming fibres in two directions. Embryo and magnif. as before.

Fig. 53. A group of central ganglion-cells. Also one commencing to spin a fibre. Embr. and magnif. as in Fig. 51.

Fig. 54. A ganglion-cell near the myotome with the fibre of a central ganglion-cell applied to it. Embr. as before. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 55. From the same embryo as the preceding. To the left a nerve-process reaching to the myotome, in the centre a fibril extending to the epiblast, and near it a wandering transient ganglion-cell (*w.gl.c.*). To the right a wandering cell (*w.gl.c.*) on cells of the spinal ganglion. In connection with the central cells there are now capsule-cells. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 56. Two transient ganglion-cells lying in the cutis layer of the myotome. No nerve was seen in connection with either of them. Embr. No. 189, 20—21 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 57. From a section of the tail-end of an embryo (No. 299) of 15,5 cm. To show a large ganglion-cell extending across the posterior fissure of the cord. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

# Plate 25.

Fig. 58. A drawing under low power ( $50 \times \frac{2}{3}$ ) to localise the structures shown in Figs. 59, 60 and 61.

Figs. 59, 60 and 61. Fig. 59 shows a degenerating ganglion-cell lying in the myotome of Fig. 58 (*gl.c. 2*). Fig. 60 is a drawing of a curious group of degenerating cells (? ganglionic) lying near the lateral nerve in Fig. 58. Fig. 61 depicts a normal ganglion-cell occurring in the course of the apparent right sub-epiblastic nerve of Fig. 58. Embr. No. 229, 43 mm. Magnif.  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 62. A diagrammatic combination of several sections, to show two sub-epiblastic nerves and their relations to certain ganglion-cells. Embr. No. 229.

Fig. 63. A sub-epiblastic nerve with applied ganglion-cells from the same embryo. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 64. Two ganglion-cells lying in the muscle-substance of the myotome of the same embryo. Magnif.  $525 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 65. A schematic combination of several sections of which Fig. 64 was one.

Fig. 66. A transient nerve, with applied nuclei, piercing the myotome. Embr. as before, magnif. as in Fig. 64.

Fig. 67. A combination drawing of several sections, Fig. 64 forming one, to show the sub-epiblastic nerve passing through the myotome. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 68. Two degenerating ganglion-cells lying in the connective tissue of the mesoderm a little dorsad of the spinal cord. Embr. No. 323, 19 cm. Magnif. (?)  $500 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 69. A curious (? degenerating) cell lying in the ventral region of the cord. It is filled with particles (? yolk or fat) blackened with osmic acid. Embr. No. 453, 22 mm. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 70. A similar cell from the forebrain of embr. No. 402, 11 mm. Magnif. 500.

Fig. 71. Portion of a section of the spinal cord of an embryo (No. 285) of 10,5 cm, to illustrate the mode of formation of the permanent central canal.

Fig. 72. To show the extension of two sub-epiblastic nerves in a combination of several sections from an embryo (No. 419, 10½ mm) treated with chrome-osmic-acetic acid. Magnif.  $225 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 73. Part of a horizontal section passing through the most dorsal region of the cord. To show the distribution of the transient ganglion-cells in a portion of the trunk. The region of four myotomes is given. Embr. No. 202, 25 mm. Magnif.  $230 \times \frac{2}{3}$ .

Fig. 74. A bipolar ganglion-cell with a "nerve-cell" nucleus embedded in the course of one of its processes. Embr. No. 209, 34 mm. Magnif. (LEITZ 2 mm pantachromatic)  $500 \times \frac{2}{3}$ .

## Plate 26.

Fig. 75. A transverse section from embryo No. 563. To show the origin and course of a pair of transient nerves. The figure is from one section, but to the right a piece of the nerve opposite the myotome is filled in from another section. Magnif. 225.

Fig. 76. A portion of a transverse section from embryo No. 551. To show the spinning of fibres, the projection of processes to the epiblast, and the crossing of fibres from side to side in the centre. Magnif. 500.

Fig. 76a. From the same embryo. A ganglion-cell with nerve-process reaching to the epiblast. Magnif. 500.

Fig. 77. From a section of the spinal cord near the tail-end of embryo No. 237 (45 mm). To demonstrate the presence of transient ganglion-cells in the caudal region. Magnif. 500.

Fig. 77a. A transient ganglion-cell of the caudal region as above. Embr. No. 255 (71 mm). Magnif. 225.

Fig. 77b. Three such cells from the roof of the cord near the tail-end of the same embryo. Magnif. 500.

Fig. 78a—g. A series of figures to illustrate early stages of nerve-spinning by transient ganglion-cells. The figures are from three embryos. Magnif. 500. NB. Figs. 87 and 88 yield slightly older stages of this process and help to complete the series.

Figs. 79, 80, 81. A series of figures to show the transition from ganglion-cells to "nerve-cells" or nerve-forming cells. All are elements of the transient system. Fig. 79a—h from embr. No. 156 (12 mm), k and Fig. 81 from embr. 192, and Fig. 80 from *R. clavata* No. 226 (33 mm). Magnif. 500.

Fig. 82. Portion of a horizontal section of the dorsal region of the cord of embr. No. 435 (33 mm), showing the multipolar nature of the transient ganglion-cells. Magnif. 500.

Fig. 83. A bi-polar ganglion-cell from embr. No. 214 (33 mm). Magnif. 500.

Fig. 84. Portion of a section, similar to that figured in Fig. 82. Embr. No. 433 (16 mm). Magnif. 500.

Fig. 85. A section through the apex of a myotome in which four transient cells are embedded. Of these one is unquestionably a ganglion-cell, the others are doubtfully such. Embr. *R. radiata* No. 236, 33 mm. Magnif. (LEITZ pantachr. 2 mm) 500.

Fig. 86. A ganglion-cell embedded in the apex of the myotome. No nerve in connection. Embr. No. 201a, 21 mm. Magnif. 225.

Fig. 87. A transient nerve in course of formation. From the ganglionic node at the apex of the myotome a fibre (*n.p*) is being spun along the outer side of the myotome. Embr. No. 564, 10.5 mm. Magnif. 500.

Fig. 88. A spinning ganglion-cell and its fibre from embr. No. 564, Magnif. 500.

Fig. 89. From a longitudinal vertical section of the cord to show the distribution of the transient ganglion-cells in a portion of the trunk. As the section was not strictly parallel to the above plane the ventral part of the cord was ideally drawn. Embr. No. 220, 24 mm. Magnif. 225.

Fig. 24a. A sketch by Mr. J. A. MURRAY, B. Sc., of the ganglionic node to the left of Fig. 24, plate 23.

### Plate 27.

Fig. 90. Shows a portion of the dorsal summit of the spinal cord as seen in longitudinal horizontal section. To demonstrate the crowding of the transient ganglion-cells in part of the trunk. Embr. No. 456, 53,5 mm. Magnif. 225.

Fig. 91. A portion of a similar section from a younger embryo, treated with FLEMMING's mixture. It depicts the multipolar nature of the transient ganglion-cells and some of their nerve-processes. Embr. No. 442, 25 mm. Magnif. 500.

Fig. 92. A similar figure from another embryo. Embr. No. 214, 33 mm. Magnif. 500.

Figs. 93, 94. Transient ganglion-cells embedded in the myotome. A nerve fibre appeared to be in connection with that in Fig. 93, but none could be detected in the case of the other. Comp. Figs. 26, 56 and 86. Embr. No. 229, 43 mm. Magnif. 225.

Fig. 95. A small portion of a horizontal section passing through the summit of the cord. Ganglion-cells forming transient nerve-fibres. Embr. No. 142, 9 mm. Magnif. 225.

Fig. 96. A similar section from an embryo of 28 mm (No. 529), showing curious groups of ganglion-cells. Magnif. as before.

Fig. 97. A part of a section from the same embryo as Fig. 91, showing the number of ganglion-cells in about  $\frac{1}{2}$  a millimeter of the cord. Magnif. 225.

Fig. 98. Another group of ganglion-cells with nerves from the same embryo as Fig. 96. Magnif. as before.

Fig. 99. Portion of a similar horizontal section from an embryo of 12 mm (No. 156). Magnif. as before.

Fig. 100. A complex of ganglion-cells and nerve-fibres from the same embryo as Fig. 82. Magnif. 500.

The figures of Plates 28 and 29 are intended to illustrate the  
**Degeneration of transient ganglion-cells.**

### Plate 28.

Fig. 101. Central ganglion-cells with capsule-cells from an embryo of 37,5 mm (No. 219). Also a group with nerve in the mesoderm. Magnif. 225.

Fig. 102. Central ganglion-cells of an embryo of 43 mm (No. 229). Magnif. (SEIBERT 4 mm) 225.

Fig. 103. A similar group with capsule-cells from an embryo (No. 245) of 54 mm.

Fig. 104. A group of ganglion-cells from an embryo (No. 100) of 60 mm. Magnif. 500.

NB. In Figs. 101, 102, 103 and 104 degeneration has hardly set in.

Fig. 105. A group of ganglion-cells from an embryo (No. 255) of 71 mm. Magnif. (SEIBERT 4 mm) 225.

Figs. 106 a, 106 b. Degenerating cells in the posterior fissure of the cord. Embr. No. 261, 8,7 cm. Magnif. as before.

Fig. 107. Two degenerating cells from the same embryo. These two lie in connective tissue just dorsad of the cord. Magnif. as before.

Figs. 108 a and 108 b. Degenerating ganglion-cells in the posterior fissure of an embryo in which the fissure is half completed. Embr. No. 285, 10,5 cm. Magnif. as before.

Figs. 109, 110. Similar cells with degenerated nerve-processes from an embryo (No. 282) of over 10 cm. Magnif. as before.

Fig. 111. From the same embryo. It also shows a degenerating cell in the myotome. Magnif. as before.

Figs. 112 and 112 a. Degenerating cells from an embryo (No. 263) of 12,25 cm. Permanent central canal approximately complete. Region of the thymus. Magnif. as before.

Figs. 113 and 113 a. Similar cells from an embryo (No. 294) of 14 cm. Magnif. as before.

#### Plate 29.

Fig. 114. Ganglion-cells from embryo No. 245 (54 mm). Magnif. 525.

Fig. 115. Degenerating cells from embryo No. 261 (see Fig. 106). The vacuolation of the lower cell is noteworthy. Magnif. as before.

Fig. 116. Degenerating cells from embryo No. 263 (12,25 cm). Magnif. as before.

Fig. 117. Similar cells with degenerated processes from embryo No. 294 (14 cm). Magnif. 230.

Fig. 118. Similar cells from the same embryo. Magnif. 525.

Fig. 119. Cells from embryo No. 315 (over 16 cm). Magnif. as before.

Figs. 120, 121. From the same embryo, showing also the remains of capsule cells (*c.c.*). Region of the thymus. Magnif. (SEIBERT 4 mm) 225.

Figs. 122, 123. Greatly degenerated cells from embryo No. 323 (19 cm). Magnif. (SEIBERT 4 mm) 225.

Fig. 124. Similar cells from embryo No. 322 (19 cm). Magnif. as before.

Fig. 125. A much shrunken degenerated cell lying in a cavity and encapsuled in connective tissue near the myotome (*m.p.*) from embryo No. 294 (14 cm). Magnif. as before.

Fig. 126. Degenerated cell from embryo No. 336 (18 cm but near the point of hatching). The cell is glassy in appearance and there is no chromatin in the nucleus. Magnif. as before.

Fig. 127. Degenerating cells from embryo No. 282 (over 10 cm). The nuclei are faint and the cells have sharp outlines. Magnif. 525.

Fig. 128. Much degenerated cells from embryo No. 323 (19 cm). Nucleoli absent. One cell vacuolated and fissured. Haematoxylin and eosin stain. Magnif. as before.

Fig. 129 (a—d). A series of degenerated cells from embryo No. 322 (19 cm). Magnif. a—c 225, d 525.

Fig. 130. Very much degenerated cells from embryo No. 336 (18 cm, see Fig. 126). Magnif. (SEIBERT, 4 mm) 225.

Fig. 131 (a—d). Four similar cells from various sections of a newly hatched skate (No. 375, over 19 mm). Magnif. as before.

# Untersuchungen über die Organisation und post-embryonale Entwicklung von *Lucifer reynaudii* M.-Edw.

Von

**B. Rosenstadt** in Wien.

Hierzu Tafel 30—35.

Obwohl *Lucifer* durch die ausserordentlichen Abweichungen, die seine Körperform bietet, eine der interessantesten Dekapodenformen darstellt, so liegt doch bis jetzt kein Versuch vor, die Organisation dieses Thieres einer nähern Prüfung zu unterwerfen.

Die spärlichen, weiter unten anzuführenden Publicationen über *Lucifer* beschäftigen sich grösstentheils mit der allgemeinen Körperform und den äussern Anhängen, wobei über die innere Organisation nur hie und da Angaben gemacht werden.

Ich ging deshalb gern auf den Vorschlag meines hochverehrten Lehrers und Chefs, des Herrn Hofrath CLAUS, ein, diese Lücke in der Literatur auszufüllen. Herr Hofrath CLAUS überliess mir zu diesem Zwecke in liberalster Weise das von der Polaexpedition gesammelte *Lucifer*-Material, welches ausschliesslich *Lucifer reynaudii* M.-Edw. enthielt. Dasselbe war nur in Sublimat conservirt, wodurch mir die Möglichkeit, manche Fragen zu lösen, deren Beantwortung einer anderen Conservirung bedurfte, ganz abgeschnitten war. Und so entstanden in dieser Publication manche Lücken, die ich gern vermisst hätte.

Was die postembryonale Entwicklung anbetrifft, so habe ich mich hauptsächlich auf die innern Organe beschränkt einerseits deshalb, weil über die Entwicklung der Körperform und der äussern Anhänge eine gediegene Publication von BROOKS vorliegt, andererseits deshalb, weil mein Material nur vom *Acanthosomastadium* aufwärts lückenlos war.

## I. Allgemeine Körperform und Integument.

In den Arbeiten von DANA <sup>1)</sup>, MILNE-EDWARDS <sup>2)</sup>, SEMPER <sup>3)</sup>, CLAUS <sup>4)</sup>, DOHRN <sup>5)</sup>, BROOKS <sup>6)</sup> und SPENCE BATE <sup>7)</sup> sind zwar genügende Angaben über die Körperform von *Lucifer* enthalten, doch sind diesen Autoren manche Eigenthümlichkeiten entgangen.

Das vordere Körperende, welches dorsalwärts in einen grössern mittlern und in zwei kleinere seitliche Stacheln ausläuft, besitzt auch auf der ventralen Seite zwei kleinere Stacheln; sie liegen aber nicht in derselben Höhe wie diejenigen auf der dorsalen Seite, sondern etwas tiefer (Taf. 30, Fig. 1).

Die Schalenduplicatur, die im Bereiche der Mandibular-region beginnt, deckt im Bereiche der Mundwerkzeuge den ganzen Thorax und ragt manchmal über den lateroventralen Rand desselben hinaus. In der Gegend des ersten Thorakalbeinpaars fängt sie an sich zu verschmälern, um sich gegen die Grenze zwischen Thorax und Abdomen zu verlieren. Sie weist manche Eigenthümlichkeiten auf, die ganz übersehen und, meines Wissens, bis jetzt bei keinem Dekapoden bekannt geworden sind.

Schon bei schwacher Vergrößerung wird man in der Schale sowohl beim Männchen als beim Weibchen in der Region der Kieferfüsse zwei hinter einander gelegene rosettenförmige Gebilde gewahr, die sich durch ihre Beschaffenheit von der übrigen Schale deutlich unterscheiden (Taf. 30, Fig. 2). Jedes dieser Gebilde besteht aus einer geringen und wechselnden Zahl (12—18) von Zellen, deren

1) DANA, in: United States Exploring Expedition during the years 1838—1842, V. 13, pt. 1.

2) MILNE-EDWARDS, Histoire naturelle de Crustacés, V. 2.

3) SEMPER, 1. Reisebericht. Ein Schreiben an KÖLLIKER, in: Z. wiss. Zool., V. 11, p. 106—107. — 2. Zoologische Aphorismen, ibid. V. 22, p. 305—307.

4) CLAUS, Ueber einige Schizopoden und niedere Malakostraken Messinas, ibid. V. 13, p. 433—437.

5) DOHRN, Untersuchungen über den Bau oder die Entwicklung der Arthropoden. Zweiter Beitrag. Zur Kenntniss der Malakostraken und ihrer Larvenformen, ibid. V. 21, p. 356—359.

6) BROOKS, *Lucifer*. A study in morphology, in: Phil. Trans. Roy. Soc., London, V. 173, p. 57—137.

7) SPENCE BATE, Report on the Crustacea macrura collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876, in: Rep. Voy. Challenger, Zoology, V. 24.

Kerne stärker tingirt und bedeutend grösser sind als die der Umgebung. Die Zellgrenzen sind nahezu verwischt, nur an der Peripherie sehen wir von Stelle zu Stelle Einkerbungen, die den Zellgrenzen entsprechen dürften. Einen eigenthümlichen Bau weist das Protoplasma dieser Zellen auf: dasselbe ist nämlich aus in verschiedener Richtung verlaufenden Fäserchen zusammengesetzt, die in gewisser Beziehung ähnlich sind denjenigen, welche man bei manchen verhornenden Epidermiszellen findet.

Der feinere Bau der Schale, an welcher sich die fraglichen Gebilde befinden, gestaltet sich folgendermaassen (Taf. 33, Fig. 40):

Nach aussen sehen wir eine feine Cuticula (*Ca*), unter welcher die sehr kleinen Kerne der Hypodermiszellen (*Hk*) liegen. Es folgt nun eine in ihrer Dicke wechselnde homogene Chitinlage (*Cl*), der die zelligen Elemente dieses räthselhaften Gebildes (*Rz*) anliegen; diesen wiederum schliesst sich nach innen noch eine zarte Cuticula (*Ci*) an. Auch an den übrigen Stellen weist die Schale einen ähnlichen Bau auf, nur sind die Zellen bedeutend kleiner als diejenigen der rosettenförmigen Gebilde. Den letztern, die höchst wahrscheinlich nur besondere Differenzirungen der Elemente der Schalenduplicatur darstellen, dürfte eine besondere (drüsige?) Bedeutung beigelegt werden. Ein ähnliches, nur kleineres rosettenförmiges Gebilde findet man auch auf der dorsalen Seite des Telsons.

Ein recht zierliches Bild bietet die Schalenduplicatur im Acanthosomastadium. In der Kieferregion sehen wir ein kreisförmiges Gebilde, um welches herum die Zellen, die ähnlich wie im ausgebildeten Zustande einen faserigen Bau aufweisen, strahlenartig angeordnet sind (Taf. 30, Fig. 3). Im Kreise selbst befinden sich nur wenige Zellen, in denen sowohl die Fäserchen wie die Kerne etwas grösser sind als in der Umgebung. An Schnitten (Taf. 30, Fig. 4) beobachtet man, dass auf die äussere Cuticula mit ihrer Matrix nicht eine homogene Schicht folgt, wie das beim ausgebildeten Thier beschrieben wurde, sondern eine in ihrer Dicke wechselnde körnige Lage, der sich dann die Zellen des fraglichen Gebildes anschliessen. Das kreisförmige Gebilde kommt dadurch zu Stande, dass an dieser Stelle die körnige Lage nahezu fehlt und an der untern Seite der Schale eine Einstülpung sich befindet.

## II. Extremitäten.

Die äussern Anhänge von *Lucifer* fanden in den oben erwähnten Arbeiten eine mehr oder minder eingehende Berücksichtigung, und in der Arbeit von Brooks ist die postembryonale Entwicklung derselben

in trefflicher Weise dargestellt. Ich werde mich daher über die äussern Anhänge nur kurz fassen und einige Eigenthümlichkeiten hervorheben, durch welche sich *Lucifer* von den übrigen makruren Dekapoden unterscheidet.

Dass *Lucifer* ein Mandibulartaster abgeht, wäre an sich nichts Auffallendes, da wir ja diese Erscheinung bei verschiedenen Gattungen der makruren Dekapoden wiederfinden; bemerkenswerth ist aber nur, dass bei der demselben wohl sehr nahe stehenden Gattung *Sergestes* ein dreigliedriger Taster vollständig erhalten ist. Es scheint somit hier bei *Lucifer* eine Neubildung des Tasters, der nach den Untersuchungen von CLAUS im Zoëastadium verloren geht, nicht stattgefunden zu haben.

Die Paragnathen stellen zwei nahezu trianguläre Platten dar (Taf. 30, Fig. 5 Pg). Den von CLAUS<sup>1)</sup> für *Euphausia* gelieferten Nachweis, dass die Paragnathen zu den vordern Maxillen gehören und nicht selbständige Extremitäten darstellen, kann ich vollkommen bestätigen, da bei *Lucifer* genau so wie bei *Euphausia* (vgl. CLAUS, tab. 1, fig. 4) ein directer Zusammenhang zwischen beiden sich nachweisen lässt: man sieht nämlich den lateralen äussern Rand der Paragnathen an der Basis in den innern Rand der vordern Maxille übergehen. Das Fehlen eines besonderen Ganglions für die Paragnathen und der Umstand, dass die Musculatur für die letztern und die zugehörige Maxille eine zum Theil gemeinschaftliche ist, sind weitere Gründe, die zu einer derartigen Annahme berechtigen. Ich muss das BROOKS<sup>2)</sup> gegenüber besonders betonen, der die Paragnathen für Extremitäten eines verloren gegangenen Segments hält und irrthümlicher Weise auch CLAUS dieselbe Ansicht zuschreibt. Ich glaube, CLAUS' Aeusserungen über diese Frage sind so klar, dass da kein Missverständniss denkbar sein kann. Ich will die betreffende Stelle aus dem CLAUS'schen<sup>3)</sup> Werk hier wörtlich citiren: „Aus dem ganzen Zusammenhang unserer Betrachtungen ergiebt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass derartige zwischen Mandibeln und Maxillen (dritten und vierten Gliedsmaassenpaare) auftretende paarige Gebilde nicht als Reste von Gliedmaassen eines rückgebildeten Segments oder

1) CLAUS, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 6, 1886, p. 15.

2) BROOKS, l. c. p. 94.

3) CLAUS, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems, Wien 1876, p. 15.

Doppelsegments anzusehen sind, sondern als secundär entstandene Erhebungen, die nicht direct mit Gliedmaassen verglichen werden können.“

Die vordern Maxillen weichen im grossen Ganzen nicht von denjenigen Verhältnissen ab, die man bei den übrigen makruren Dekapoden findet (Taf. 30, Fig. 6).

Der Endopodit ist ebenso wie bei *Sergestes* klein und ungegliedert. Bei *Lucifer* entbehrt er überdies vollständig der Borsten. Der Exopodit, der bei allen Malakostraken verloren geht, besteht noch bei *Lucifer* im Acanthosomastadium als zwei befiederte Borsten, die wir im *Lucifer*-Stadium schon vermissen.

Die hintern Maxillen (Taf. 30, Fig. 7) werden von BROOKS, GERSTAECKER und SPENCE BATE als aus drei Laden zusammengesetzt beschrieben. Indessen scheint mir die Vierzahl der Laden bei *Lucifer* erhalten zu sein. Man sieht nämlich das erste Glied der Autoren durch eine Einkerbung, die zwar nicht so tief hineingreift wie bei den folgenden Gliedern, aber immerhin deutlich zu sehen ist, in zwei Glieder zerlegt. Vergleicht man die zweite Maxille mit der im Acanthosomastadium, so ist vielleicht auch die Annahme berechtigt, dass das vierte Glied (Lade) durch Verschmelzung von mindestens drei Gliedern entstanden ist. Ein Taster, der bei *Sergestes* vorhanden ist, fehlt hier gänzlich.

Unter allen Dekapoden nimmt der erste Kieferfuss von *Lucifer* durch die ausserordentliche Reduction seiner Theile eine exceptionelle Stellung ein (Taf. 30, Fig. 8). Während wir bei *Sergestes* sowohl einen Taster, der noch eine deutliche Gliederung erkennen lässt, als die Kauladen vorfinden, vermissen wir sie bei *Lucifer* gänzlich. Vergleicht man den ersten Kieferfuss des erwachsenen Thieres mit dem im Zoëa- und Acanthosomastadium, so ergibt sich Folgendes: Der Exopodit bleibt in allen Stadien ungegliedert und geht dann ganz verloren. Der Endopodit besteht im Zoëastadium aus vier Gliedern, im Acanthosomastadium aus mindestens sechs Gliedern, die aber schon undeutlich werden; im *Lucifer*-Stadium sind nur zwei Glieder vorhanden, deren Borstenzahl (13) mit derjenigen übereinstimmt, die sämmtliche Glieder zusammen im Acanthosomastadium besessen hatten.

Der zweite Kieferfuss (Taf. 30, Fig. 9) entbehrt ebenso wie bei *Sergestes* des Exopoditen. Der Endopodit, der im Zoëastadium vier-, im Acanthosomastadium fünfgliedrig ist, besteht im ausgebildeten Zustande aus sechs Gliedern.

Der dritte Kieferfuss stimmt mit dem von *Sergestes* darin überein, dass er des Exopoditen, der im Acanthosomastadium unge-

gliedert vorhanden ist, entbehrt, weicht aber rücksichtlich des Endopoditen darin ab, dass er nicht aus sechs, sondern aus fünf Gliedern besteht, die schon im Acanthosomastadium vorhanden sind.

An den drei folgenden Brustbeinpaaren fehlt der Exopodit, der sich im Acanthosomastadium noch findet. Der Endopodit zeigt ebenfalls eine starke Reduction, indem er bei allen drei Beinpaaren aus drei Gliedern zusammengesetzt erscheint. Sowohl beim Männchen als beim Weibchen ist das zweite Beinpaar das längste. Es folgt dann der Grösse nach das dritte, welches ein wenig kleiner ist als das zweite.

Bei den Abdominalfüssen variirt nur die Länge der Basalstücke. So ist dasselbe im ersten und zweiten Abdominalfusse gleich gross, nimmt aber in den folgenden allmählich an Grösse ab.

### III. Musculatur.

Durch die seitliche Comprimirung des ganzen Körpers wurde die Hauptmasse der Musculatur sowohl im Thorax als im Abdomen auf die seitlichen Wandungen verlegt. Wir sehen demgemäss auf der Rückenseite in den Abdominalsegmenten nur ein Bündel von Muskelfasern von Segment zu Segment ziehen (Taf. 30, Fig. 10; Taf. 31, Fig. 11 *Dm*), eben so ist auf der Bauchseite die Musculatur sehr spärlich, doch gestaltet sie sich hier schon etwas massiger, indem tiefer liegende und oberflächliche Bündel vorhanden sind, die eben so wie auf der Rückenseite von Segment zu Segment ziehen (Taf. 30, Fig. 10; Taf. 31, Fig. 11 *Vm*). Die seitliche Musculatur im Abdomen weist ziemlich complicirte Verhältnisse auf. So sehen wir am seitlichen Integument im 2., 3. und 4. Segment mehr dorsalwärts drei Muskelbündel sich ansetzen, die entweder nach vorn oder nach hinten den ventralen Muskelbündeln sich anschliessen und dort inseriren. Am tiefsten gelegen ist das Muskelbündel *Lm'*, welches wie die übrigen eine fächerförmige Gestalt besitzt. In seinem schrägen Verlauf nach hinten wird es successive schmaler und schliesst sich den ventralen Längsmuskeln an, wo es sich, wie es scheint, an derselben Stelle wie die letztern inserirt (Taf. 30, Fig. 10 *Lm'*). Oberhalb dieses Muskelbündels sehen wir ein zweites, *Lm''*, welches dieselbe Richtung wie *Lm'* einschlägt. Am oberflächlichsten liegt das Muskelbündel *Lm'''*, welches sich mit *Lm''* an der Ursprungsstelle kreuzt, sich nach vorn wendet, um sich dort den ventralen Muskelbündeln anzuschliessen. Das Muskelbündel *Lm''* eines vorhergehenden

Segmentes kommt an seiner Insertionsstelle, also ungefähr an der Segmentgrenze mit dem Muskelbündel  $Lm'''$  des nachfolgenden Segments in Berührung.

Im ersten Abdominalsegment vermisst man das Muskelbündel  $Lm'''$  gänzlich, und ebenso fehlt im fünften Abdominalsegment das Muskelbündel  $Lm'$ .

Ausser diesen Muskeln sehen wir noch im hintern Ende der fünf Abdominalsegmente ein kurzes, schräg verlaufendes Muskelbündel, welches sich ebenfalls am seitlichen Integument ansetzt und sich an der Segmentgrenze mehr dorsalwärts inseriert (Taf. 30, Fig. 10; Taf. 31, Fig. 11 *Sgm*). Ueberdies haben wir in jedem der fünf Abdominalsegmente noch zwei dorsoventral verlaufende Muskelbündel zu verzeichnen, die sich am seitlichen Integument mehr dorsalwärts ansetzen und an den Ursprungsstellen der Extremitäten inserieren (Taf. 30, Fig. 10; Taf. 31, Fig. 11 *Tm*).

Im sechsten Abdominalsegment verhält sich die Muskulatur etwas anders. Die Bauchmuskelbündel sind eben so wie in den vorhergehenden Segmenten vorhanden, sie gestalten sich sogar noch etwas massiger. Das Rückenmuskelbündel dagegen vermissen wir in der vordern Hälfte des Segments, in der hintern aber tritt ein solches auf (Taf. 31, Fig. 11  $Dm^1$ ). Die zwei dorsoventralen Muskelbündel ( $Tm^1$ ) sind mit der Extremität an das Hinterende des Segments verschoben. Die Muskelbündel  $Lm'$ ,  $Lm''$  und *Sgm* fehlen vollständig. Dagegen finden wir in der vordern Hälfte des Segments zwei schräg verlaufende Muskelbündel ( $Sgm'-'$ ), die in den vorhergehenden Segmenten nicht vorhanden waren.

Ganz anders gestaltet sich die Muskulatur im Thorax. Die dorsalen Muskelbündel des Abdomens setzen sich nicht in den Thorax hinein fort. Im letztern kommen auf der Rückenseite nur stellenweise Muskelbündel vor. Dagegen sehen wir auf der Bauchseite und zwar hinter der Ganglienkette ein ziemlich breites Muskelbündel verlaufen, welches als Fortsetzung der ventralen Muskulatur des Abdomens anzusehen ist. In der Gegend des ersten Kieferfusses biegt dieses Muskelbündel um, um sich dann dorsalwärts in der Nähe der Abductoren der Mandibeln anzusetzen (Taf. 30, Fig. 10  $Vm$ ). Ein tiefer liegendes Bündel ( $Vm'$ ) begiebt sich aus dem Abdomen ebenfalls in den Thorax hinein, verläuft hier eine kurze Strecke und setzt sich lateralwärts, und zwar in der Nähe der Ansatzstelle der Muskulatur für das zweite Thorakalbeinpaar an.

Für die drei Thorakalbeinpaare sowie für die zwei letzten Kieferfusspaare haben wir fünf gleichartig zusammengesetzte, hinter einander gelegene Muskelsysteme zu verzeichnen. Jedes derselben besteht aus zwei grössern und zwei kleinern Muskelbündeln, die sich am lateroventralen Rande und zwar an der Stelle inseriren, an welcher die betreffenden Extremitäten entspringen (Taf. 30, Fig. 10 *Kfm*<sup>'''''</sup>, *Thbm*<sup>'''''</sup>). In den Basalgliedern dieser Extremitäten finden wir mehrere kleinere Muskelbündel, die sich am lateroventralen Rande ansetzen. In den folgenden Gliedern ist die Musculatur nur unbedeutend entwickelt.

Mit der starken Reduction, welche der erste Kieferfuss erfahren hat, modificirte sich auch dem entsprechend dessen Musculatur. Sie zeigt hier eine Anordnung ähnlich derjenigen, die wir in den beiden Maxillen finden: am innern Rande sehen wir ein langes Muskelbündel, welches von der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Gliede verläuft und sich hier unter dem untern Schlundganglion ansetzt. Ein ähnliches Bündel finden wir auch am äussern Rande. Ausserdem sehen wir zwei breite Muskelbündel, welche schräg vom äussern Rande zum innern verlaufen und sich an der Basis und zwar zu den Seiten des untern Schlundganglions ansetzen (Taf. 30, Fig. 8).

In der zweiten Maxille (Taf. 30, Fig. 7) haben wir zunächst ein Muskelbündel zu verzeichnen, welches am innern Rande verläuft und sich zu den Seiten des untern Schlundganglions ansetzt. Dann sehen wir zwei vom äussern Rande zum innern schräg verlaufende schmale Bündel, welche an derselben Stelle sich ansetzen wie das frühere. Desgleichen verlaufen quer vom äussern Rande zum innern Muskelbündel, welche sich unterhalb der erwähnten Ansatzstelle inseriren. Ausser diesen Muskeln findet man zwei schmale längsverlaufende Bündel, welche sich oberhalb des entsprechenden Maxillarganglions ansetzen. Endlich wäre noch zu bemerken, dass in den Epipodialanhang ein schwaches Bündel hineinzieht (*Em*).

In der ersten Maxille (Taf. 30, Fig. 6) sehen wir vom äussern Rande nach innen ziehen mehrere schräg und quer verlaufende Bündel, die sich oberhalb des ersten Maxillarganglions, wo sie mit denen der andern Seite zusammentreffen, ansetzen. Am äussern Rande befindet sich ein langes Bündel, welches von der dorsalen Seite in der Nähe der Abductoren der Mandibel entspringt. Das schräge Muskelbündel, welches sich an der Grenze zwischen der ersten und zweiten Lade inserirt, setzt sich zu den Seiten des Maxillarganglions an.

#### IV. Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem von *Lucifer*, über welches von CLAUS<sup>1)</sup> und SEMPER<sup>1)</sup> einige Angaben vorliegen, wird wohl unter allen bis jetzt beschriebenen Dekapoden als das primitivste anzusehen sein.

Das Gehirn, welches im vordern Theil des Kopfes gelegen ist, besitzt eine längliche Gestalt (Taf. 31, Fig. 12, 13, 14). Eine ziemlich derbe bindegewebige Kapsel umgiebt dasselbe eben so wie das übrige Nervensystem. Fortsätze derselben schieben sich zwischen die einzelnen Anschwellungen des Gehirns und trennen die letztern von einander theils vollständig, theils unvollständig.

In morphologischer Hinsicht stimmt das Gehirn von *Lucifer* mit dem der übrigen Dekapoden und wohl auch der Malakostraken überhaupt in so fern überein, als sich dasselbe in drei in einander übergehende Abschnitte, und zwar in ein Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn, eintheilen lässt.

Das Vorderhirn bildet den gesammten dorsalen Abschnitt des Gehirns. Eine Differenzirung in mehrere Nervenzellenlager oder Marksubstanzballen, die wir sowohl bei den Dekapoden als schon bei manchen niedern Malakostraken antreffen, kommt hier nicht vor. Das Vorderhirn stellt vielmehr eine gleichmässige, von Fasern durchsetzte Marksubstanzmasse dar, welche eben so gleichmässig von Nervenzellen bedeckt ist. Nur im vordersten Ende desselben finden wir eine reichlichere Anhäufung von Nervenzellen (*Fgl*). Fortsätze der bindegewebigen Kapsel, welche das Vorderhirn vom Mittelhirn trennen, schieben sich eine Strecke weit auch in das Vorderhirn hinein und führen auf diese Weise im Innern desselben eine unvollständige Trennung in zwei Abschnitte herbei. Vom vordern lateralen Ende des Vorderhirns entspringt jederseits ein ziemlich breites Nervenbündel (Taf. 31, Fig. 12, 14 *Ns*), welches in den Augnstiel eintritt, wo es bis zum hintersten Drittel desselben verläuft, um dann in vier hinter einander gelegene Ganglien überzugehen. Es ist somit das Augenganglion mit dem Gehirn durch einen nervösen Stiel verbunden.

Das gesammte Vorderhirn dürfte wohl den centralen Anschwellungen entsprechen, die ich in Uebereinstimmung mit BELLONCI und CLAUS bei sämmtlichen von mir untersuchten Isopoden unterschieden habe<sup>2)</sup>.

---

1) l. c.

2) ROSENSTADT, Beiträge zur Kenntniss der Organisation von *Asellus aquat.* und verwandter Isopoden, in: Biol. Ctrbl. 1888.

Der Unterschied zwischen dem Vorderhirn von *Lucifer* und demjenigen der Isopoden besteht nur darin, dass bei den letztern das unbedeutende Ganglion opticum unmittelbar den centralen Anschwellungen sich anschliesst, während dasselbe bei *Lucifer* durch einen nervösen Stiel mit dem Vorderhirn verbunden ist.

Das Mittel- und das Hinterhirn liegen auf der ventralen Seite, in ihrem ganzen Umfang vom Vorderhirn bedeckt (Taf. 31, Fig. 13 u. 14 *Mh*, *Hh*). Das Mittelhirn besteht aus zwei ziemlich grossen, nahezu eiförmigen Anschwellungen, die von einander durch ein bindegewebiges Septum getrennt sind (Taf. 31, Fig. 13, 15 *Sp'*). Ein zweites bindegewebiges Septum trennt sie wenigstens in ihrer vordern Hälfte vom Vorderhirn, während die hintere Hälfte in das Hinterhirn übergeht. In den Seiten dieser Anschwellungen, etwa in der Mitte zwischen Vorderhirn und Mittelhirn, sehen wir zwei kleinere Anschwellungen, welche die Lobi olfactorii darstellen (Taf. 31, Fig. 13, 14, 15 *Lo*). Dieser Abschnitt des Gehirns entsendet die Nerven für die innern Antennen (Taf. 31, Fig. 14 *Ni*).

Das Hinterhirn bildet ebenfalls zwei Anschwellungen, die kleiner sind als diejenigen des Mittelhirns. Das bindegewebige mediane Septum, welches die zwei Anschwellungen des Mittelhirns von einander trennt, setzt sich in das Hinterhirn hinein fort und trennt auch hier die Anschwellungen desselben. Ausserdem sehen wir von der Bauchseite aus ein Septum, welches das Hinterhirn vom Mittelhirn trennt (Taf. 31, Fig. 13 *Sp*). Diese Trennung ist aber eine partielle und betrifft nur den vordern Theil des Hinterhirns, während der hintere Theil in das Vorderhirn übergeht. Das Hinterhirn entsendet die Nerven für die äussern Antennen (Taf. 31, Fig. 14 *Na*). Vom Hinterende des Gehirns entspringen die langen Schlundcommissuren (Taf. 31, Fig. 12, 13, 14 *Sc*), die sich durch den ganzen Kopfstiel erstrecken und in ihrem Verlauf Nervenzellen eingestreut haben. Bei der Oberlippe angelangt, zweigt sich von der Schlundcommissur ein kleines Ganglion ab, welches sich mit dem der andern Seite durch eine Quercommissur verbindet und auf diese Weise den Lippenring bildet, den ZADDACH bei *Apus*, CLAUS bei verschiedenen Krebsen und ich bei allen von mir untersuchten Isopoden nachgewiesen habe (Taf. 33, Fig. 33 *Lr*). Es zweigen sich von dieser Commissur, in der ebenfalls Nervenzellen eingestreut sind, Nerven für die Musculatur der Oberlippe ab.

Gleich an dieser Stelle möchte ich auch des Magenganglions Erwähnung thun (Taf. 32, Fig. 24 *Mg*). Dasselbe ist etwa von birn-

förmiger Gestalt und befindet sich auf der dorsalen Seite des hintern Abschnittes des Oesophagus. Der Zusammenhang mit dem Gehirn war nicht zu eruiren, was begreiflich erscheint, wenn man die weite Entfernung des Ganglions vom Gehirn in Betracht zieht. Weiter nach hinten zu verdickt sich ein wenig die Schlundcommissur und geht in das untere Schlundganglion über. Dasselbe erstreckt sich bis zur Grenze zwischen zweitem und drittem Maxillarfuss und hat ungefähr die Form einer umgekehrten Pyramide. Von aussen betrachtet, weist dasselbe gar keine Differenzirungen auf: man sieht der Bauchseite zugewendet die Marksubstanz, die von einer Lage von Nervenzellen bedeckt ist, der Rückenseite zu die Commissurfasern, die von aussen ebenfalls von einer ziemlich dicken Lage von Nervenzellen bedeckt werden. Manchmal sieht man aber schon äusserlich von Stelle zu Stelle Einkerbungen in der Marksubstanz, in die der Nervenzellenbelag einbiegt und die Grenze der einzelnen Ganglien andeuten. Erst sagittale Schnitte gewähren uns eine nähere Einsicht in die Zusammensetzung des untern Schlundganglions (Taf. 31, Fig. 16). Man sieht dann, dass die ganze Marksubstanz in mehrere Ballen geschieden ist. Zuerst kommt eine kleinere Anschwellung, die das Mandibularganglion darstellt. Es folgen dann zwei Anschwellungen, von denen die vordere grösser ist; dieselben entsenden die Nerven für die erste und zweite Maxille. Diesen drei Anschwellungen schliesst sich eine vierte an, welche länger ist als die vorhergehenden und welche aus zwei verschmolzen zu sein scheint; sie entsendet die Nerven für den ersten und zweiten Maxillarfuss. Es besteht somit das untere Schlundganglion aus fünf Anschwellungen, was wohl mit den Verhältnissen bei den übrigen Dekapoden nicht im Einklang steht. Bei den letztern entsendet das untere Schlundganglion, welches entweder aus sechs gesonderten Ganglien zusammengesetzt ist oder eine einheitliche, in einzelne Anschwellungen nicht differenzirte Masse darstellt, in der Regel mindestens sechs Nervenpaare für die Mundwerkzeuge. Das sechste Schlundganglion und der zugehörige Nerv fehlt auch bei *Lucifer* keineswegs; es hat nur hier eine Verschiebung erfahren, die sich, wie wir weiter unten sehen werden, im Lauf der postembryonalen Entwicklung vollzieht und vielleicht damit im Zusammenhang stehen dürfte, dass das dritte Kieferfusspaar mehr die Function eines Thorakalbeines erhalten hat, was übrigens auch die Musculatur desselben zu bestätigen scheint. Aus dem hintern Ende des Ganglion infraoesophag. entspringt eine einfache Commissur, welche sich bis zum dritten Kieferfusse erstreckt. Hier geht sie in das

Ganglion für den dritten Kieferfuss über, welches im Zusammenhang mit den übrigen Thorakalganglien steht (Taf. 31, Fig. 16 *Cm''*, Fig. 17 *Cm''*, 3 *Maxfg*).

Jedes Thorakalganglion — ich bezeichne so Einfachheit halber auch das dritte Kieferfussganglion — besteht aus zwei runden Marksubstanzballen, die fast gleichmässig von Nervenzellen bedeckt sind. Die erstern drei Thorakalganglien sind von nahezu gleicher Grösse, das vierte bedeutend grösser. An der Rückenseite sieht man ein System von Fasern, das als gemeinsame Commissur für sämtliche Thorakalganglien dient und von aussen von einer dicken Lage von Nervenzellen bedeckt wird (Taf. 31, Fig. 17).

Aus dem letzten Thorakalganglion entspringt die ziemlich lange paarige Commissur, die in die Abdominalganglien übergeht. Entsprechend der Zahl der Abdominalsegmente haben wir sechs Abdominalganglien zu verzeichnen. Die vordern fünf liegen in den entsprechenden Abdominalsegmenten an der Stelle, an welcher der Ursprung des zugehörigen Extremitätenpaares sich befindet. Von der Seite aus betrachtet, hat jedes Abdominalganglion eine hügelförmige Gestalt und ist von einer dicken Lage von Nervenzellen gleichmässig bedeckt. Gegen den Rücken zu befindet sich in jedem Ganglion ein Bündel von Längsfasern, welches der Commissur angehört und welches ebenfalls von Nervenzellen bedeckt ist. Paarige, ziemlich lange Commissuren, die dicht neben einander gelagert sind, verbinden die einzelnen Ganglien mit einander.

Während die ersten fünf Abdominalganglien so ziemlich die gleiche Grösse und Gestalt besitzen, ist das sechste bedeutend kleiner und hat eine mehr längliche Gestalt.

Die postembryonale Entwicklung des Nervensystems. In einem Stadium, in welchem noch vier Thorakalbeine vorhanden und die Abdominalfüsse noch nicht hervorgesprossen sind, sehen wir von der dorsalen Seite aus am vordersten Ende des Gehirns eine kurze Längsfurche, welche auch auf die ventrale Seite übergreift; es folgt nun eine Strecke weit eine ungetheilte Partie, die sich nach hinten zu in zwei aus einander weichende Schenkel gabelt. An der ventralen Seite (Taf. 31, Fig. 18) wird nahezu die Hälfte des Gehirns von demjenigen Abschnitt eingenommen, welcher im ausgebildeten Zustand dem Mittelhirn entspricht. Nur ist hier die Theilung desselben in zwei Anschwellungen auch keine vollständige. Das in die Länge gezogene Hinterhirn, welches vom Mittelhirn äusserlich vollständig abgetrennt ist, besteht aus zwei Anschwellungen. Während

im ausgebildeten Zustande das Mittelhirn und Vorderhirn durch ein Septum von einander getrennt sind, treten uns in diesem Stadium andere Verhältnisse entgegen. Wie Querschnitte lehren (Taf. 31, Fig. 19 *Vh + Mh*), sind hier die genannten Abschnitte des Gehirns nicht von einander getrennt, sondern stellen eine gemeinschaftliche Markmasse dar, aus der sich erst später das Mittelhirn herausdifferenziert, ähnlich wie das REICHENBACH<sup>1)</sup> für *Astacus* gezeigt hat. In diesem Stadium sind auch bereits die Lobi olfactorii sichtbar; sie stellen somit in morphologischer Hinsicht nicht Abschnitte des Mittelhirns, sondern solche der gemeinsamen Anlage des Vorder- und Mittelhirns dar.

Das untere Schlundganglion ist in seinem ganzen Verlauf in zwei gleiche Hälften geteilt und zeigt äusserlich keine Abgrenzung in einzelne Ganglien; an Schnitten jedoch sieht man, dass es aus sechs Ganglien zusammengesetzt ist.

Beim ausgebildeten Thier verbindet sich das untere Schlundganglion mit dem Ganglion für den dritten Kieferfuss, welches mit den Thorakalganglien im Zusammenhang steht, durch eine kurze und dicke Commissur. In dem in Rede stehenden Stadium ist von einer derartigen Commissur noch nichts zu sehen. Das Ganglion für den dritten Kieferfuss steht hier noch im innigsten Contact sowohl mit dem untern Schlundganglion als mit den Thorakalganglien (Taf. 31, Fig. 13 *3 Mxfg*). Auf das letzterwähnte Ganglion folgen nun dicht hintereinander fünf Thorakalganglien, die aus doppelten Anschwellungen bestehen (Taf. 31, Fig. 18 *1—5 Thg*). Manchmal jedoch sind die letzten zwei Thorakalganglien bereits mit einander verschmolzen. Es folgt nun eine doppelte Commissur, die in die Abdominalganglien übergeht. Dieselben, abgesehen von der Grösse, wiederholen dieselben Verhältnisse, die man beim ausgebildeten Thier findet.

In einem folgenden Stadium, in welchem die Abdominalfüsse schon hervorgesprossen sind, ist das Mittelhirn bereits in seinem ganzen Umfang in zwei Abschnitte geteilt. Die Trennung ist aber noch eine äusserliche, die nur den Nervenzellenbelag betrifft. An Schnitten sieht man, dass das Mittelhirn sich heraus zu differenzieren beginnt (Taf. 32, Fig. 20 *Mh*). Es stellt zwei kleine Anschwellungen dar, welche durch eine Commissur mit einander verbunden sind.

Die länger gewordene Schlundcommissur setzt sich in das ver-

1) REICHENBACH, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebsses, in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt a. M., V. 14, 1888.

längerte untere Schlundganglion fort, welches noch eben so wie im vorhergehenden Stadium aus zwei Hälften zusammengesetzt ist. Während wir im vorigen Stadium zwischen dem letztern und dem dritten Kieferfussganglion keine Commissur gefunden haben, sehen wir hier zwischen beiden eine solche auftreten. Es beginnt somit das dritte Kieferfussganglion den Thorakalganglien sich anzuschliessen. Es folgen dann, wie im vorigen Stadium, drei gleich grosse Thorakalganglien, denen sich das vierte anschliesst, welche bedeutend grösser ist als die vorhergehenden und aus Verschmelzung von zwei hervorgegangen ist.

Im *Lucifer*-Stadium weist das Nervensystem schon Verhältnisse auf, wie man sie beim erwachsenen Thier vorfindet. Die Nervenzellen, die im Acanthosomastadium prävaliren, treten zu Gunsten der Marksubstanz und der Nervenfasern zurück. Am Gehirn hat sich bereits die Sonderung der einzelnen Abschnitte vollzogen. Die zwei Hälften des untern Schlundganglions verschmelzen mit einander. Das dritte Kieferfussganglion jedoch ebenso wie die übrigen Thorakalganglien bewahren Zeit Lebens den larvalen Charakter. Mit dem Wegfall des vierten Thorakalbeinpaares erfährt auch die Zahl der Thorakalganglien eine Reduction. Das letzte Thorakalganglion, in welches bereits das fünfte eingezogen ist, verschmilzt mit dem dritten zu einem grossen Ganglion. Zuweilen findet man noch im *Lucifer*-Stadium das vierte Ganglion vom dritten getrennt.

Auf den feinem Bau des Nervensystems kann ich mich leider nicht einlassen, obwohl es vom grossen Interesse wäre, denselben kennen zu lernen gerade deshalb, weil hier solch primitive Verhältnisse vorliegen.

Das Augenganglion. Obwohl sich das Augenganglion im grossen Ganzen denjenigen Verhältnissen anschliesst, die wir bei den podophthalmen Thorakostraken im Allgemeinen und bei den Dekapoden im Speciellen beschrieben finden, so möchte ich doch darauf etwas näher eingehen, aus Gründen, die sich aus meiner Darstellung selbst ergeben werden.

Ausser den Schnitten, die selbstverständlich in verschiedener Richtung angefertigt wurden, habe ich in erster Linie den ganzen Stiel des Augenganglions genau studirt, um über die Gestalt und Configuration der einzelnen Theile desselben Aufschluss zu gewinnen.

Betrachten wir zunächst den Stiel des Augenganglions von der dorsalen Seite aus.

Wie ich oben erwähnt habe, entspringt aus dem vordern Ab-

schnitt des Vorderhirns ein starkes Nervenbündel, welches sich in den Stiel hinein fortsetzt. Im hintern Drittel desselben schwillt es zu einem Ganglion an, dessen Marksubstanz vorn von einem mächtigen Nervenzellenlager bedeckt ist. Im Anschluss an das letztere sehen wir eine von einem dicken Nervenzellenbelag umgebene Anhäufung von Marksubstanz, die etwas schräg gestellt ist und ein feinstreifiges Aussehen besitzt. Mit diesem Ganglion einen Winkel bildend sehen wir weiter nach vorn eine ähnliche Anhäufung von Marksubstanz, die aber länger ist und in der die Streifen stärker hervortreten. Es folgt schliesslich ein vierter Ganglionabschnitt, in welchem die Marksubstanz in zwei Reihen von sehr dicken und kurzen Säulchen arkadenartig angeordnet ist. Nach aussen zu macht dieses Marksubstanzlager eine kurze knieförmige Biegung, die ganz nahe an das vorhergehende Marksubstanzlager herantritt.

Um den feinem Bau der soeben beschriebenen Abschnitte des Augenganglions näher kennen zu lernen, wählen wir zuerst einen horizontalen Schnitt (Taf. 32, Fig. 21). Die Nervenfasern, die die Retina verlassen haben, sind zu dicken Bündeln vereinigt, und auf dem Wege zum Augenganglion lösen sie sich in feine Fasern auf, die in den ersten Ganglionabschnitt eintreten (*1 Ga*). Derselbe besitzt einen vordern Nervenzellenbeleg (*Gz*), der etwa aus 3—4 Zellenreihen besteht. Die zugehörige Marksubstanz setzt sich aus cylindrischen Säulchen zusammen, die in zwei auf einander folgenden Etagen arkadenartig angeordnet sind. Zwischen den einzelnen Säulchen finden wir ganz schmale, lichtere Zwischenräume und ebenso zwischen der vordern und hintern Etage einen bogenförmig verlaufenden hellern Spalt. Es macht den Eindruck, als ob es die eintretenden Nervenfasern wären, die beim Durchsetzen der verhältnissmässig dünnen Lage von Marksubstanz die letztere in einzelne Säulchen zerklüften. Aus dem rechten Theil der Säulchen begeben sich nun die Nervenfasern, denen sich wahrscheinlich Fortsätze der Nervenzellen des rechten Rindenbelegs anschliessen, im bogenförmigen Verlaufe nach links zum linken Rindenbeleg. Die aus dem linken Theil der Säulchen entspringenden Nervenfasern treten, indem sie sich mit den letzterwähnten kreuzen (erste Kreuzung), in schräger Richtung in den zweiten Ganglionabschnitt ein. Die Marksubstanz desselben ist etwas schräg gestellt. Vom linken Rindenbeleg stammende Nervenzellen trennen die letztere von der erstern; zu den Seiten besitzt sie einen mächtigen Nervenzellenbeleg (*Rg*), der eine continuirliche Fortsetzung des Rindenbeleges des ersten darstellt.

Die Marksubstanz zeigt auch hier eine säulchenartige Anordnung, die sich aber noch complicirter gestaltet als im ersten Ganglienabschnitt. Entsprechend dem schrägen Verlauf der in diese Marksubstanz eintretenden Nervenfasern, die vom linken Theil des ersten Ganglienabschnittes kommen, sind die Säulchen schräg gestellt (*Ms*<sup>1</sup>). Das scheint mir meine oben ausgesprochene Meinung, nach welcher es die eintretenden Nervenfasern sind, die diese eigenthümliche Zerklüftung der Marksubstanz herbeiführen, zu stützen.

Die Säulchen, die bedeutend dünner sind als die im vorhergehenden Ganglion, zerfallen ihrer ganzen Breite nach in mindestens fünf Theilchen: zu beiden Seiten befinden sich die breiteren, in der Mitte die schmäleren. Denken wir uns nun die einzelnen Theilchen der Länge hinter einander geordnet, so zerfällt die ganze Marksubstanz dieses Ganglionabschnittes in fünf Columnen. Auch Querschnitte zeigen, dass hier die Punktsubstanz aus mindestens fünf Reihen zusammengesetzt erscheint (Taf. 32, Fig. 23). Die Fasern, die von der linken Seite dieses Ganglionabschnittes und höchst wahrscheinlich auch von den Nervensträngen kommen, begeben sich nach rechts zum Rindenbeleg des dritten Ganglionabschnittes, während diejenigen, die von der rechten Seite kommen, zum Theil direct nach hinten verlaufen, zum Theil aber unter Kreuzung mit dem erstern (zweite Kreuzung, 2 *Kr*) in den dritten Ganglionabschnitt ebenfalls schräg, aber in entgegengesetzter Richtung wie im zweiten, eintreten. Dieser Ganglionabschnitt ist kleiner als der zweite, und seine Marksubstanz zeigt ebenfalls eine säulchenartige Anordnung. Die Säulchen sind aber so fein, dass sie kaum unterschieden werden können (Taf. 32, Fig. 21 *Ms*<sup>2</sup>). Die Anordnung derselben scheint auch hier dem Verlauf der Nervenfasern zu entsprechen. Es folgt nun eine dritte Kreuzung (3 *Kr*) von Nervenfasern, die in den vierten Ganglionabschnitt (4 *Ga*) eintreten. Derselbe stellt ein ovales Marklager dar, welches die säulchenartige Anordnung nicht mehr aufweist. Aus diesem Ganglionabschnitt treten nun die Nervenfasern zum Vorderhirn.

Die bis jetzt gelieferte Darstellung des Baues des Augenganglions wird noch durch sagittale und Querschnitte vervollständigt.

Man sieht an denselben, dass die nach aussen gerichtete Wand in den ersten drei Anschwellungen eingestülpt ist, so dass der Querschnitt ein nahezu bogenförmiges Bild bietet (Taf. 32, Fig. 23). Die nach innen gerichtete Wand der Marksubstanz im zweiten Ganglionabschnitte, welche von einem mächtigen Nervenzellenlager bedeckt ist,

besteht aus ziemlich dicken longitudinalen Strängen, die im Gegensatz zu den seitlichen Partien keinen Zerfall in einzelne Säulchen aufweisen (Taf. 32, Fig. 22 *Mst*). Aehnlich verhält es sich mit der Marksubstanz im dritten Ganglionabschnitt (Taf. 32, Fig. 22 *Mst*).

Meine Ausführungen, glaube ich, haben wohl zur Genüge dargethan, dass zwischen den vier Ganglionabschnitten und zum mindesten zwischen den drei erstern, in denen die Marksubstanz in eigenthümlicher Weise angeordnet ist, kein wesentlicher Unterschied besteht.

BERGER<sup>1)</sup> rechnet aber den ersten Ganglionabschnitt zu der Retina und unterscheidet an ihm drei Schichten und zwar eine Körnerschicht, eine Molecularschicht und eine Ganglienzellenschicht. VIALLANES<sup>2)</sup> schliesst sich auch der Auffassung von BERGER an und unterscheidet an seiner lame ganglionnaire, welche dem ersten Ganglionabschnitte entspricht, ebenfalls drei solche Schichten und zwar: la couche des noyaux, la couche moléculaire und la couche ganglionnaire.

Diese Eintheilung ist aber durchaus unzutreffend, denn die „Körnerschicht“ dieser Autoren besteht aus Nervenzellen, die mit denen der „Ganglienzellenschicht“ und des Rindenbelegs vollkommen übereinstimmen; es sind das Zellen, die einen sehr schmalen Protoplasmaleib haben, aus dem ich manchmal Fortsätze austreten sah. Die „Markschicht“ der genannten Autoren stellt wiederum nichts anderes als die Marksubstanz des ersten Ganglionabschnitts dar.

Den zweiten und dritten Ganglionabschnitt gliedert BERGER in ein keilförmiges Ganglion, in ein äusseres und in ein inneres Marklager.

Das keilförmige Ganglion, welches bei verschiedenen Formen aus einer grössern oder kleinern Anzahl von Nervenzellen besteht, kann ich keineswegs als ein selbständiges Ganglion gelten lassen, denn es stellt meiner Ansicht nach nur einen Theil des ganglionären Rindenbelegs dar, der sich vom letztern durch die besondere Lage der Marksubstanz gesondert hat. Denken wir uns das äussere Marklager in BERGER's fig. 21 oder 28 etc. aus der transversalen Lage in die longitudinale versetzt, ähnlich wie wir es bei *Lucifer* haben, also um

---

1) BERGER, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 1, 1878.

2) VIALLANES, Études physiologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens. Premier mémoire. Le ganglion optique de la Langouste (*Palinurus vulgaris*), in: Ann. Sc. Nat. Zool. (6), V. 17, 1884.

90° gedreht, so muss ja dieses keilförmige Ganglion mit dem Rindenbeleg zusammenfallen. Denken wir uns nun umgekehrt die Marksubstanz des dritten Ganglionabschnitts, also BERGER's äusseres Marklager, aus der longitudinalen Stellung in die transversale versetzt, so würden gewiss bei einer derartigen Umdrehung Nervenzellen mit nach innen gelangen. Bei *Dytiscus marginatus* steht sowohl die Molecularschicht als das äussere Marklager ähnlich wie bei *Lucifer*, und demgemäss sehen wir auch auf der Abbildung von BERGER (tab. 3, fig. 15) zwischen der Ganglienzellenschicht, keilförmigem Ganglion und dem Rindenbeleg keine distincte Trennung. Eben so wenig wie das keilförmige Ganglion kann ich das äussere und innere Marklager von BERGER als selbständige Bildungen gelten lassen; sie stellen ja nichts anderes als die Marksubstanz des zugehörigen Ganglionabschnitts dar. Ausser der lame ganglionnaire, welche mit dem äussern Chiasma dem äussern Theile (portion externe) des Augenganglions angehört, unterscheidet VIALLANES im innern Abschnitt (portion interne) genau wie BERGER ein äusseres und ein inneres Marklager. Meine Ansicht, dass BERGER's keilförmiges Ganglion kein selbständiges Ganglion, sondern nur ein Theil des Rindenbelegs des betreffenden Augenganglionabschnitts darstellt, findet im Augenganglion der Languste eine gute Stütze. Wir sehen nämlich, dass die Marksubstanz des dritten Ganglionabschnitts stellenweise continuirlich von den Nervenzellen umgeben ist (VIALLANES, l. c. tab. 12, fig. 6 *cg*), so dass auch VIALLANES kein selbständiges, keilförmiges Ganglion kennt; seine couronne ganglionnaire entspricht dem letztern und dem betreffenden Rindenbeleg von BERGER.

Die von mir beschriebene Anordnung der Marksubstanz in den drei ersten Ganglionabschnitten bildete BERGER ab, ohne aber auf sie aufmerksam zu machen. Das geschieht aber von Seiten GRENACHER's <sup>1)</sup> beim Augenganglion von *Mysis*. Dieser unterscheidet an demselben vier Ganglien. Das erste Ganglion zeigt eine deutliche Differenzirung in zwei Schichten, und jede derselben zerfällt in eine grössere Anzahl prismatischer Unterabtheilungen. Das zweite Ganglion besteht ebenfalls aus mehreren Schichten, von denen eine wieder doppeltheilige, viel hellere und wenig granulirte als etwas Besonderes vor den übrigen hervortritt. Der Verlauf dieser Schichten ist gewölbt, und die Streifung,

1) GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen, Göttingen 1879, p. 121 ff.

die man da sieht, steht offenbar im engsten Zusammenhange mit dem Durchtritt der Nervenfasern. In ähnlicher Weise, aber wenig deutlich zeigt sich auch das dritte Ganglion aus mehreren Schichten zusammengesetzt. Am vierten Ganglion, welches GRENACHER nicht genau studirt hat, ist ihm das weniger entgegengetreten.

Die Beschreibung GRENACHER's, noch mehr die Abbildung vom Augenganglion von *Mysis* (tab. 10, fig. 110 und 116) stimmen in vieler Hinsicht mit denjenigen Verhältnissen überein, die ich bei *Lucifer* geschildert habe.

Weniger kann ich das in Bezug auf die Beschreibung von CARRIÈRE<sup>1)</sup> sagen, der ebenfalls vier Ganglien unterscheidet und der die Säulchen im ersten Ganglion irrthümlicher Weise für Zellen hielt, was übrigens auch GRENACHER anzunehmen geneigt war, ohne sich jedoch, was ganz richtig ist, von der zelligen Structur derselben zu überzeugen.

VIALLANES in seinen bereits citirten Untersuchungen hebt die säulchenartige Anordnung der Punktsubstanz nicht hervor und bildet sie auch nicht ab; er bemerkt nur, dass die Molecularschicht eine beinahe homogene Punktsubstanz darstellt, welche eine sehr feine transversale Streifung zeigt. An entsprechenden Schnitten sieht man jedoch, dass sie aus einzelnen, nahezu hexagonalen Inselchen besteht<sup>2)</sup>. Das sind offenbar die quergetroffenen Säulchen, die in der That an Querschnitten ein ähnliches Bild zeigen. Auch bezüglich der äussern Marksubstanz hebt VIALLANES nicht hervor, dass sie aus Säulchen zusammengesetzt, die in mehrere Stücke zerfallen.

In einer zweiten Mittheilung beschäftigt sich VIALLANES<sup>3)</sup> mit dem feinern Bau der lame ganglionnaire. Der hauptsächlichste Bestandtheil derselben soll eine Schicht von Neurommatidien bilden, eine für jedes Ommatidium.

Ich habe über den Bau der Augenganglien berichtet, so viel es an meinem Material zu ermitteln möglich war. Nähere Aufschlüsse werden sich erst mit Hülfe der neuern, in den letzten Jahren ausgearbeiteten Untersuchungsmethoden gewinnen lassen, was in Anbetracht dessen, dass hier, wie wir gesehen haben, recht complicirte Verhältnisse vorliegen, von grossem Interesse wäre.

---

1) CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt, München u. Leipzig 1885.

2) VIALLANES l. c., p. 24.

3) VIALLANES, Sur la structure de la lame ganglionnaire des Crustacés décapodes, in: Bull. Soc. Zool. France, V. 16, 1891, p. 168—176.

Das Naupliusauge<sup>1)</sup>. Dasselbe persistirt bei *Lucifer* Zeit Lebens. In dieser Hinsicht steht *Lucifer* unter den Dekapoden durchaus nicht allein. Es sind bereits mehrere Dekapodenformen bekannt, bei denen dasselbe, wenn auch in rudimentärer Form, vorkommt, so bei *Palaemonetes varians*<sup>2)</sup>, ferner bei *Palaemon squilla*, *Hippolyte cranchii*, *Crangon vulgaris*, *Pandulus annulicornis*, *brevirostris* und *Virbius varians*<sup>3)</sup>.

Das Naupliusauge liegt bei *Lucifer* dem vordern Ende des Gehirns an, und zwar am frontalen Nervenzellenlager. In der Mitte, von Nervenzellen umgeben, liegt der Pigmentfleck, der in der Regel ungefähr eine viereckige Form besitzt, manchmal aber zeigt er auf Schnitten eine X-Form. Während derselbe bei den Formen, die ROBINSON untersucht hat, aus zwei Zellen zusammengesetzt ist, ist hier eine solche Zusammensetzung nicht nachweisbar.

Im Acanthosomastadium stellt das Naupliusauge ungefähr ein dreieckiges Gebilde dar (Taf. 31, Fig. 18 Na), das mit seinem basalen Theil in den Einschnitt, welcher die rechte Hälfte des vordern Gehirnabschnitts von der linken trennt, hineinragt. In diesem Stadium sowie manchmal auch im ausgebildeten Zustand scheinen noch Reste des lichtbrechenden Apparats erhalten zu sein.

## V. Darmcanal und Anhangsdrüsen.

Der Darmcanal von *Lucifer*, über den nur spärliche Angaben vorliegen, bietet im Vergleiche zu den übrigen Dekapoden sowohl in morphologischer als in histologischer Hinsicht exceptionelle Verhältnisse dar, in denen ich eher den Ausdruck einer niedern Organisation als den einer Rückbildung zu erblicken geneigt bin.

Von der Mundöffnung, die von der kappenförmigen Oberlippe bedeckt ist, setzt sich der bogenförmig aufsteigende Oesophagus, ohne einen anatomisch abgegrenzten Kaumagen zu bilden, direct in den bis zum Hinterende des Körpers reichenden Mitteldarm fort.

Der Bau des Oesophagus ist ausserordentlich einfach. Während

---

1) Ueber die zusammengesetzten Augen von *Lucifer* gedenke ich anderswo zu berichten.

2) P. MAYER, Carcinologische Mittheilungen IX. Die Metamorphose von *Palaemonetes varians*, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 2.

3) M. ROBINSON, Persistent Nauplius eye in Decapods, in: Quart. J. Microsc. Sc., V. 23, p. 283—287.

wir bei den übrigen Dekapoden als innere Auskleidung des Oesophagus eine ziemlich dicke, geschichtete Cuticula finden, haben wir hier nur eine zarte cuticulare Membran, deren Matrix eine einschichtige Lage von niedern Zellen bildet. Während man wiederum bei jenen unter den Epithelzellen ein mächtiges Lager von Bindegewebe antrifft, in dem Blutgefässe und Muskelfasern eingebettet sind, vermissen wir solche bei *Lucifer* gänzlich. Von den Drüsen, die MAX BRAUN<sup>1)</sup> im Bindegewebe des Oesophagus als Speicheldrüsen beschrieben hat und die dann von VITZOU<sup>2)</sup> auch im Mastdarm nachgewiesen wurden, ist bei *Lucifer* weder im Oesophagus noch in dessen Umgebung etwas zu finden (Taf. 32, Fig. 24, 25, 26, 27).

Auf die Epithelzellen folgt eine structurlose Tunica propria, die nach aussen von einer Ringmuskelschicht umgeben ist (*Rm*). Auch der Querschnitt des Oesophagus von *Lucifer* unterscheidet sich wesentlich von dem der übrigen Dekapoden: bei den letztern bildet das Bindegewebe eine wechselnde Zahl zottenartiger, in das Lumen hineinragender Erhebungen, die wir beim erstern gänzlich vermissen.

Das Lumen des Oesophagus, welches von vorn nach hinten successive grösser wird, zeigt bei *Lucifer* ebenfalls Erhebungen, die jedoch anderer Natur sind und dadurch veranlasst werden, dass die Epithelzellen keine gleichmässige Auskleidung des Oesophagus bilden, sondern an bestimmten Stellen höher werden.

Die seitlichen Wandungen des Oesophagus sind im Anfangstheil desselben gleichmässig dick und wölben sich nur ein wenig in das Lumen vor (Taf. 32, Fig. 24, 25); bloss an der lateroventralen Seite sind bereits zwei hügelartige Erhebungen sichtbar. An Schnitten durch den Hintertheil des Oesophagus ändert sich in so fern das Bild, als die Verdickungen nicht mehr gleichmässig sind, sondern es kommen hier inselweise mit Chitinhärcchen ausgestattete Erhebungen vor. In Fig. 26, Taf. 32, ist ein derartiger Schnitt abgebildet. Wir sehen an der dorsalen Wand zwei kleinere, an den Seiten, und zwar ungefähr in der Mitte derselben, zwei grössere und ventralwärts wiederum zwei kleinere Erhebungen. Die folgenden Schnitte zeigen schon den Uebergang des Oesophagus in den Mitteldarm. Das Hinterende des Oesophagus ragt in das Vorderende des Mitteldarms hinein, und zwar derart, dass die dorsale Wand des letztern über dem Oesophagus eine

1) MAX BRAUN, Ueber die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 2, 1875.

2) VITZOU, Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés décapodes, in: Arch. Zool. expér., V. 10, 1882.

kurze Strecke hinaustritt (Taf. 32, Fig. 24 *Oemd*). Fig. 27, Taf. 32, zeigt einen Querschnitt durch die Uebergangsstelle. Die dorsale Wand ist von den Epithelzellen des Mitteldarms ausgekleidet (*Md*), die ventrale und die seitlichen Wandungen dagegen gehören noch dem Oesophagus an. In denselben finden wir mit Härchen ausgestaltete Verdickungen (*Hw*), die in das Lumen hineinragen.

Wenn wir somit bei *Lucifer*, wie bei den übrigen Malakostraken, einen vom Oesophagus abgesetzten und anatomisch abgegrenzten Kaumagen nicht finden, so möchte ich doch in den geschilderten, allerdings sehr einfachen, mit Chitinhärchen ausgestatteten Verdickungen des Oesophagusendes Differenzirungen erblicken, welche morphologisch und physiologisch jenen im Kaumagen der übrigen Malakostraken zu vergleichen sind. Dafür spricht auch der Umstand, dass die Leberschläuche in den hintern Abschnitt des Oesophagus einmünden und dass das Magenganglion der dorsalen Wand des letztern aufsitzt, entsprechend seiner Lagerung am Kaumagen der übrigen Malakostraken (Taf. 32, Fig. 24 *Mg*).

Der ganze Oesophagus wird von Muskelbündeln getragen, die vom dorsalen und ventralen Integument entspringen. Auf der dorsalen Seite finden wir etwa fünf Muskelbündel und zwar beim Uebergange des Oesophagus in den Mitteldarm zwei, weiter vorn ein drittes, unter welchem das Magenganglion liegt, in der Richtung zur Mundöffnung folgen noch zwei Muskelbündel. Ventralwärts sind drei Muskelbündel zu beobachten.

**Mitteldarm.** Der Mitteldarm ist bei den Dekapoden in der Regel ausserordentlich kurz<sup>1)</sup> und zeichnet sich dadurch aus, dass in ihn die Leberschläuche einmünden. Ganz davon abweichende und recht primitive Verhältnisse bietet in dieser Beziehung *Lucifer*. Der Mitteldarm macht hier nämlich den grössten Theil des Darmcanals aus, indem er sich bis in das Hinterende des sechsten Abdominalsegments erstreckt, um dort in den äusserst kurzen Enddarm überzugehen.

Ueber den Bau des Mitteldarms habe ich nichts mitzutheilen, ich will mich damit begnügen, die Uebereinstimmung meiner Befunde mit denjenigen von J. FRENZEL<sup>2)</sup> hervorzuheben.

1) Eine Ausnahme davon machen die Einsiedlerkrebse, bei welchen er bis in das Postabdomen reicht.

2) J. FRENZEL, Ueber den Darmcanal der Crustaceen, in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 25, 1885, p. 137—190.

Gleich nach dem Uebergang des Oesophagus in den Mitteldarm entspringt aus dem letztern jederseits ein kurzer Schlauch (Taf. 30, Fig. 5 *Mda*), eine Ausstülpung des Mitteldarms, welche für ein drüsiges Organ angesehen wurde. Obwohl die sog. Leber ebenfalls eine Ausstülpung des Mitteldarms darstellt, so unterscheidet sich ihr Bau wesentlich vom letztern. Untersucht man aber näher die besagten zwei Ausstülpungen des Mitteldarms, so überzeugt man sich, dass der Bau derselben vollständig mit dem des Mitteldarms übereinstimmt. Ich kann somit die letztern Gebilde keineswegs als besondere Drüsen in Anspruch nehmen, ich muss sie vielmehr denjenigen Anhängen gleichstellen, die am Mitteldarm bei verschiedenen Dekapoden von MILNE-EDWARDS, DUVERNOY und FRENZEL beschrieben wurden.

Der Uebergang des Mitteldarms in den Enddarm vollzieht sich in ähnlicher Weise, wie wir ihn bei manchen Dekapoden beschrieben finden: An der dorsalen Hälfte reichen nämlich die Epithelzellen des Mitteldarms eine kurze Strecke weit in den Enddarm hinein, während ventral das charakteristische Enddarmepithel mit seiner Cuticula zu finden ist (Taf. 32, Fig. 28 *Md*, *Hw*, *Ed*).

Der Enddarm von *Lucifer* unterscheidet sich wiederum wesentlich von dem der beschriebenen Dekapoden. Bei den letztern findet man eine ziemlich starke Lage von Bindegewebe, welches ebenso wie im Oesophagus leistenartige Vorsprünge in das Lumen bildet und in welchem Drüsen und Muskelbündel eingebettet sind. Des Bindegewebes mit dem in ihm eingebetteten Bestandtheilen entbehrt der Enddarm bei *Lucifer* vollständig. Es kommen jedoch hier Vorsprünge vor, die aber, wie im Oesophagus, durch die verschiedene Gestaltung der Hypodermiszellen zu Stande kommen.

Die Vorsprünge des Enddarms sind sehr mannigfach. An der Uebergangsstelle des Mitteldarms in den Enddarm sehen wir in der dorsalen Hälfte, wie bereits hervorgehoben, noch die Epithelzellen des Mitteldarms bestehen, während man an den seitlichen Wandungen zwei gegenüber stehende Erhebungen des Enddarmepithels findet (Taf. 32, Fig. 28 *Hw*). Nachdem das Mitteldarmepithel verschwunden ist, sehen wir an weitem Querschnitten durch den Enddarm fünf ähnliche Vorsprünge, und zwar einen dorsalwärts und je zwei an beiden Seiten (Taf. 33, Fig. 29 *Hw*). Weiter nach hinten vermehrt sich die Zahl derselben auf 8—9, die jedoch bedeutend kleiner sind als die frühern (Taf. 33, Fig. 30 *Hw*). Gegen das Ende des Enddarms zu sehen wir in der Mitte der seitlichen Wandungen zwei grössere Vorsprünge, während die übrigen verschwinden. Schnitte,

die gleich oberhalb des Anus geführt sind, zeigen die Wandungen des Enddarms gleichmässig von niedern Hypodermiszellen bekleidet.

Was die postembryonale Entwicklung des Darmcanals anbelangt, so findet man schon im Acanthosomastadium dieselben Verhältnisse wie beim ausgebildeten Thier.

**Leberschläuche.** Als Leberschläuche (Taf. 32, Fig. 25, 26, Taf. 33, Fig. 33 *L*) nehme ich diejenigen Gebilde in Anspruch, welche sich im Stiele des Kopfs paarig befinden und die von den Autoren als Abschnitte des Darms angesehen wurden. Man braucht aber nur den Mitteldarm mit seinen zwei Anhängen mit den Leberschläuchen zu vergleichen, und es muss sofort einleuchten, dass wir es hier mit drüsigen Gebilden zu thun haben, die allerdings morphologisch Abschnitte des Darms darstellen, die sich aber in histologischer und physiologischer Hinsicht von den letztern vollkommen unterscheiden. Während die Epithelzellen des Mitteldarms einen nahezu gleichmässigen Inhalt aufweisen, sehen wir in den Epithelzellen der Leberschläuche den Inhalt ausserordentlich wechseln, was jedenfalls auf eine lebhaft secretorische Thätigkeit dieser Zellen hinweist. Allerdings weicht der Bau unserer Drüse, so weit es sich an ausschliesslich mit Sublimat behandelten Präparaten feststellen lässt, einigermaassen von dem der übrigen Dekapoden ab.

WEBER<sup>1)</sup> und FRENZEL<sup>2)</sup> unterscheiden in der Mitteldarmdrüse der Dekapoden zweierlei Zellen und zwar Leber- oder Fettzellen und Fermentzellen.

Die Fermentzellen enthalten das Secret nach den Untersuchungen von FRENZEL in Form eines Ballens, welches in völlig reifem Zustande den grössten Theil der Zelle ausfüllt und nur oben und unten einen schmalen Saum übrig lässt. Dieser Ballen enthält einen körnigen, braun oder grün gefärbten Inhalt. Die Leberzellen oder Fettzellen enthalten mehr oder wenig grosse Mengen von stark lichtbrechenden körnigen Gebilden, die sich als Fettkugeln erweisen.

Meine Präparate, die, wie gesagt, ausschliesslich in Sublimat fixirt waren, wo ich also Ueberosmiumsäure oder andere Reagentien nicht mehr anwenden konnte, weisen zweierlei Zellen auf. Zunächst solche, die im völlig reifen Zustand zweimal so hoch sind wie die des Mitteldarms und deren Inhalt aus mehr oder wenig groben Granulis

1) M. WEBER, Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen, in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 17.

2) J. FRENZEL, Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 5.

zusammengesetzt ist, und zweitens solche Zellen, die verdickte Wandungen zeigen und fast vollständig leer sind oder nur wenige krümmige ungefärbte Massen enthalten (Taf. 33, Fig. 32a, b).

Die erstern Zellen haben, wie bereits erwähnt wurde, einen körnigen Inhalt, der aber weder braun, noch grün gefärbt ist, also sich verschieden verhält von dem, was nach den Angaben von FRENZEL zu erwarten wäre. Nun verliert aber nach diesem Verfasser das Secret in den Zellen unter dem Einflusse von Sublimat, Alkohol, Chloroform, also Reagentien, denen meine Objecte ebenfalls ausgesetzt waren, den Farbstoff; es wäre also möglich, dass der Inhalt in den genannten Zellen bei *Lucifer* in vivo ebenfalls gefärbt ist. Wenn man aber eine Abbildung von einer derartigen Fermentzelle in der Arbeit von FRENZEL mit unseren „Fermentzellen“ vergleicht und dabei in Betracht zieht, dass das Secret in den erstern gesonderte Blasen darstellt, so scheint es, dass in der Mitteldarmdrüse von *Lucifer* Fermentzellen, wie sie bei den übrigen Dekapoden vorkommen, nicht vorhanden sind.

Die zweite Zellart dürften <sup>1)</sup> die Fettzellen darstellen, welche jedoch höchst wahrscheinlich von den eben beschriebenen Zellen abzuleiten sind: denn es lassen sich ganz deutliche Uebergänge von den erstern zu den letztern nachweisen. Die Granula in den erstern sind in der Regel mehr oder minder dicht gedrängt und nehmen den Farbstoff sehr intensiv auf, man findet aber gleich grosse Zellen, in denen die Granula kleiner, weniger gedrängt und minder intensiv gefärbt sind und zwischen welchen man kleinere und grössere Lücken beobachtet, die wahrscheinlich durch Extraction des Fettes entstanden sind. Weiter beobachtet man Zellen, in denen die Granula noch spärlicher sind, endlich solche, die der letztern vollkommen entbehren, dafür aber eine neue Art von Granula aufweisen, die sowohl in ihrer Form als in ihrer Anordnung unregelmässig sind und keinen Farbstoff mehr aufnehmen und die bereits von J. FRENZEL <sup>2)</sup> in den Fettzellen der Dekapodenleber, besonders nach Zusatz von Sublimat, beschrieben wurden (Taf. 33, Fig. 32b *Km*). Sowohl in den Fermentzellen als in den Leberzellen habe ich den Härchensaum gesehen und in den erstern überdies unter dem letztern eine deutliche Längsstreifung. Ich kann somit die Angaben von FRENZEL in dieser Hinsicht bestätigen.

---

1) Ich sage „dürften“, denn Ueberosmiumsäure konnte ich ja nicht anwenden.

2) FRENZEL, l. c. p. 65.

Es scheint also, dass die Mitteldarmdrüse von *Lucifer* Verhältnisse aufweist, die verschieden sind von denjenigen, die man im Allgemeinen bei den Dekapoden findet; sie lehnen sich vielmehr an diejenigen an, die bei den Isopoden vorkommen. Wie ich <sup>1)</sup> gezeigt habe, kommt auch bei den letztern nur eine Zellart vor, die sowohl die Function der Fermentzellen als die der Fettzellen in sich vereinigt. Wir hätten somit auch bei *Lucifer* nur eine Zellart, die die Secretgranula producirt und zugleich der Verfettung unterliegen kann.

Lippendrüsen. Die Drüsen in der Oberlippe der Crustaceen wurden wiederholt beschrieben, so dass ich mich damit begnügen kann, hervorzuheben, dass sie bei *Lucifer* mehrere Säckchen — manchmal bis sechs — bilden (Taf. 32, Fig. 24 *Ld*). Weniger bekannt scheint ihr Vorkommen in den Paragnathen zu sein. Sie füllen die letztern ganz aus (Taf. 30, Fig. 5) und ragen eine kurze Strecke in die Leibeshöhle hinein, wo sie vor dem untern Schlundganglion liegen. Untersucht man die Paragnathen an Schnitten, so sieht man, dass die Drüsen auch hier, wie in der Oberlippe Säckchen bilden (Taf. 33, Fig. 34 *Ld*). Dass diese Drüsen in den Paragnathen anderer Natur sind als die Hautdrüsen, welche ich weiter unten im Capitel „Excretionsorgane“ beschreiben werde, lässt sich sehr gut mit der zum Nachweis der letztern von mir zuerst verwendeten neutrophilen Lösung nachweisen. Sie nehmen nämlich niemals das Methylgrün der Lösung auf, sondern verhalten sich in jeder Beziehung genau wie die Drüsen in der Oberlippe.

## VI. Gefässsystem und Athmungsorgane.

Ueber das Gefässsystem liegen einige Angaben von SEMPER <sup>2)</sup> vor, die dann von CLAUS <sup>3)</sup> bestätigt wurden. Ich kann mich über diese Angaben nicht äussern, da mir bloss conservirtes Material zur Verfügung stand. Ich habe mich deshalb nur darauf beschränkt, den Bau des Herzens zu studiren. Derselbe ist sehr einfach. Der äussern Tunica sitzen die schmalen, quer und schräg verlaufenden Muskelbündel auf, deren zugehörige Zellen noch vollkommen erhalten sind und in das Lumen des Herzens blasenförmig hineinragen (Taf. 33, Fig. 35). Es wiederholen sich Verhältnisse, die ich im Herzen von

1) ROSENSTADT, l. c.

2) SEMPER, l. c.

3) CLAUS, l. c.

*Astacus fluviatilis* beobachtet habe und die auch schon von HAECKEL<sup>1)</sup> beschrieben wurden. Es gelangen nämlich hier wie dort die Muskelbündel nur an einer Seite der vollkommen erhaltenen Zelle zur Absonderung.

Kiemen fehlen bei *Lucifer* vollständig.

## VII. Excretionsorgane.

**Antennendrüse.** Ueber die Antennendrüse von *Lucifer* besitzen wir bereits eine Publication von GROBBEN<sup>2)</sup>. Nach seinen Untersuchungen besitzen die beiderseitigen Antennendrüsen in Folge der geringen Breitenentwicklung des Thorax keinen spiegelbildlich gleichen Verlauf. Es sind nämlich die einzelnen Schlingen des Harncanälchenabschnitts unsymmetrisch gelagert. „So erscheint das Harncanälchen der rechten Drüse gegen vorn und oben, jenes der linken Seite nach hinten und unten gedrängt.“ Durch die seitliche Compression des Cephalothorax kommt es sogar dazu, dass beide Antennendrüsen im Verlauf der Harncanälchen an einer Stelle mit einander verwachsen.

Diese Asymmetrie sowie die Verwachsung der beiderseitigen Antennendrüsen ist, wie wir gleich sehen werden, eine secundäre Erscheinung, die erst im Lauf der postembryonalen Entwicklung auftritt.

Im Acanthosomastadium finden wir die Antennendrüsen nicht nur nicht mit einander verwachsen, sondern es besteht noch eine vollkommene Symmetrie (Taf. 33, Fig. 36). Der Verlauf der Drüse gestaltet sich in diesem Stadium folgendermaassen: Das längliche Endsäckchen (*E<sub>ds</sub>*) liegt zu den Seiten des Cephalothorax mehr dorsalwärts. Ventralwärts geht dasselbe in das Harncanälchen (*H<sub>rc</sub>*) über, welches zunächst nahezu parallel zum Endsäckchen nach aufwärts verläuft und dann in eine lange, zum Theil schräge, zum Theil horizontal verlaufende Schleife übergeht, die bis in den Raum zwischen den beiden Schenkeln des Hinterhirns reicht. Hier biegt sie um und geht in eine Schleife über, die eine Strecke weit der erstern parallel verläuft, dann sich nach aufwärts richtet und an der Basis der zweiten Antenne ausmündet (*A<sub>fg</sub>*). Ganz genau dieselben Verhältnisse findet man in der andern Antennendrüse. Die beiden Umbiegungsstellen (*V<sub>w</sub>*), die im Zwischenraum zwischen den Schenkeln des Hinterhirns

1) HAECKEL, Ueber die Gewebe des Flusskrebsses, in: MÜLLER'S Arch. Jahrg. 1857.

2) GROBBEN, Die Antennendrüse von *Lucifer reynaudii*, in: S.-B. Akad. Wiss. Wien, V. 99, 1891, p. 559—566.

mit einander zusammentreffen, verschmelzen an dieser Stelle im Lauf der weitem Entwicklung mit einander.

Im *Lucifer*-Stadium finden wir schon dieselben Verhältnisse wie beim ausgebildeten Thier.

Die Schalendrüse. In den Jugendstadien besitzt *Lucifer* ausser der Antennendrüse noch eine Schalendrüse, die bereits BROOKS gesehen hat.

Das Vorkommen einer Schalendrüse bei den Malakostraken war bis vor einigen Jahren fast gar nicht bekannt. Es lag nur die Angabe von CLAUS vor, nach welcher eine Schalendrüse bei *Euphausia* und *Sergestes* vorkommt. CLAUS <sup>1)</sup> bei *Apseudes* und ich <sup>2)</sup> bei vielen Isopoden haben das Vorhandensein einer wohl ausgebildeten Schalendrüse bei erwachsenen Thieren zuerst nachgewiesen. Ich habe auch zugleich gezeigt, dass die Antennendrüse bei diesen Thieren bis auf ein kleines Säckchen in der Basis der hintern Antenne rückgebildet wird. Im Acanthosomastadium besitzt die Schalendrüse ein sehr kleines Endsäckchen, welches schon in der Region der ersten Maxille gelegen ist (Taf. 33, Fig. 37 *Eds*). Demselben schliesst sich das Harncanälchen an, welches zwei bis drei über einander gelegene Schleifen bildet. Die Mündung erfolgt an der Basis der zweiten Maxille. Beim ausgebildeten Thier wird die Schalendrüse rückgebildet. Es scheinen eben beide Drüsen, die Antennendrüse und Schalendrüse, beim erwachsenen Thier niemals gleichzeitig zu bestehen: wo die Schalendrüse Zeit Lebens persistirt, wird die Antennendrüse rückgebildet und umgekehrt.

Bei *Palaemonetes varians* weist E. ALLEN <sup>3)</sup>, der meine Befunde bei den Isopoden nicht zu kennen scheint, ähnliche Verhältnisse nach, wie sie bei *Lucifer* bestehen: bei den Larven kommt eine Schalendrüse vor, die beim ausgebildeten Thier rückgebildet wird.

Hautdrüsen. Ausser diesen Excretionsorganen finden wir bei *Lucifer* stark verbreitet noch eine Art von Drüsen, die bei den Amphipoden seit langer Zeit bekannt sind.

Die Darstellung dieser <sup>1)</sup> Drüsen in meinen mit Sublimat behandelten Objecten wollte mir lange Zeit nicht gelingen. Karminlösungen eignen sich zu diesem Zweck nicht immer, weil sie die Drüsen nicht

1) CLAUS, Ueber *Apseudes latreilli* II, in: Arb. Zool. Inst. Wien, 1888.

2) ROSENSTADT, l. c.

3) EDGAR ALLEN, Nephridia and body-cavity of some Decapoda Crustacea, in: Quart. J. Microsc. Sc., V. 34, p. 403—426.

besonders scharf vom umgebenden Gewebe hervorheben. Besser schon eignet sich eine stark verdünnte DELAFIELD'sche Hämatoxylinlösung. Aber alle angewandten Farbstoffe übertrifft in jeder Hinsicht die sog. neutrophile Lösung, die zur Darstellung von neutrophilen Granulis in den weissen Blutkörperchen von EHRlich zuerst angegeben wurde. Die von mir angewandte hatte folgende Zusammensetzung:

conc. wässrige Säurefuchsinlösung	75,0 g
Methylgrün	12,5 g
Alkohol absol.	25,0 cm
Aq. destill.	250,0 cm

Verdünnt man dieses Gemisch mit dem zwei- bis dreifachen Volumen Wasser, so hat man mit demselben in kurzer Zeit die Drüsen in der schönsten Weise dargestellt. Noch ehe die Kerne der übrigen Zellen Zeit hatten, das Methylgrün aufzunehmen, sind sämtliche in Rede stehende Drüsen in toto grün gefärbt, wobei sich manchmal noch das merkwürdige Verhalten zeigt, dass die Kerne derselben nicht grün, sondern roth, also mit dem Protoplasmafarbstoff sich gefärbt haben.

Durchmustert man ein derart behandeltes Thier, so gewinnen wir einen vollständigen Ueberblick über die Vertheilung dieser Drüsen im Organismus. Es entgeht bei dieser Behandlungsweise keine Drüsengruppe der Beobachtung. So finden wir sie in der Oberlippe und zwar zu beiden Seiten des Lippendachs. Durch die Anwendung der neutrophilen Lösung lassen sie sich sofort von den Lippendrüsen unterscheiden. Während jene schon lebhaft grün gefärbt sind, zeigen die letztern keine Spur von Grünfärbung.

Zahlreicher findet man diese Drüsen in den Mundwerkzeugen, die Mandibeln ausgenommen, wo sie gänzlich fehlen. So sehen wir sie in der ersten und zweiten Maxille, wo sie zerstreute Gruppen bilden, die sich besonders am Aussenrand anhäufen (Taf. 30, Fig. 6, 7 *Hdr*). In den Maxillarfüssen kommen sie auch zahlreich vor, am zahlreichsten aber im zweiten Kieferfuss (Taf. 30, Fig. 8, 9 *Hdr*). Im dritten Maxillarfuss sowie in den übrigen Thorakalbeinen sind sie nur spärlich am äussern Rand zu finden.

Man findet ausserdem diese Drüsen in der Thorakalhöhle und zwar auf der ventralen Seite in der Nähe der Ursprungsstelle des ersten und zweiten Maxillarfusses, in sämtlichen Abdominalfüssen, wo sie nur vereinzelt auftreten und im Telson.

Während bei den Amphipoden sowohl in der Anordnung als in der Form dieser Drüsen eine gewisse Constanz sich beobachten lässt, ist das bei *Lucifer* durchaus nicht der Fall. Ich habe eine sehr grosse

Anzahl von Thieren auf diese Drüsen hin untersucht, weil ich eben irgend ein System in der Gruppierung derselben finden zu können glaubte. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass diese Drüsen aus je fünf Zellen sich zusammensetzen, ähnlich wie das P. MAYER<sup>1)</sup> und CLAUS<sup>2)</sup> bei den Phronimiden beschrieben haben.

Wir haben hier vier beinahe gleich grosse, nahezu polygonale Zellen, die einen kleinen Kern besitzen. Die fünfte Zelle, die bedeutend kleiner ist als die übrigen, liegt in der Mitte. Aus ihr entspringt der Ausführungsgang, der ausserordentlich zart ist und der sich fast nur in solchen Fällen nachweisen liess, wo er Secretgranula enthielt, welche bei Färbung mit der neutrophilen Lösung das Methylgrün aufnehmen (Taf. 33, Fig. 39).

Was den Bau dieser Drüsenzellen anbetrifft, so will ich nur die Thatsache hervorheben, dass die Secretgranula, die den Protoplasma-leib der Zelle erfüllen, ausschliesslich mit Kernfärbemitteln sich färben.

Die Form der Drüsenzellen ist nicht nur eine polygonale, sehr oft findet man die bizarrsten Formen. Die Ursache davon scheint mir in der secretorischen Thätigkeit der Zelle selbst gelegen zu sein. Die Ausfuhr des Secrets geht eben nicht Hand in Hand mit Secretion: die letztere geht viel rascher vor sich als die erstere, und in Folge dessen sammelt sich zu viel Secret in der Zelle an, welches dann den Zelleib nach verschiedenen Richtungen ausdehnt und ihm dadurch eine variable Form verleiht.

Welche Bedeutung diese Drüsen haben, weiss ich nicht. Ich will mich auch nicht in irgend welche Speculationen einlassen, zumal ich das Thier nicht lebend beobachten konnte.

Die Erklärungsversuche, die man über verschiedene Hautdrüsen in der Literatur findet, scheinen mir aber auf *Lucifer* nicht anwendbar zu sein.

MAX BRAUN<sup>3)</sup> beschreibt bei einer Anzahl Dekapoden in der Oberlippe und in den Maxillen Drüsenhaufen, die er wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Drüsen in der Oesophaguswand als Speicheldrüsen deutet.

Die Hautdrüsen, die auch bei *Lucifer* in den Maxillen vorkommen,

1) P. MAYER, Carcinologische Mittheilungen, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 1.

2) CLAUS, Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 2, 1879.

3) M. BRAUN, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 3, p. 472.

kann ich keineswegs als Speicheldrüsen deuten, erstens desshalb, weil sie anders gebaut sind als die erstern (in der Oberlippe und in den Paragnathen), zweitens weist ihr Verhalten Farbstoffen gegenüber darauf hin, dass das Secret in beiden Drüsenarten ein verschiedenes ist, und drittens kommen ja diese Drüsen, wie wir gesehen haben, in allen Anhängen vor; es wäre doch verfehlt, diese Drüsen z. B. im Telson als Speicheldrüsen deuten zu wollen.

Es wird vielleicht die Annahme nicht von der Hand zu weisen sein, dass BRAUN den Unterschied zwischen beiden Drüsenarten nicht erkannt hat.

Ausser den Speicheldrüsen findet BRAUN beim Weibchen in den falschen Füssen des Schwanzes oder auf der Unterseite des Schwanzes runde Drüsenkörper mit conischen Zellen, die er als Kittdrüsen deutet.

Doch auch als Kittdrüsen vermag ich bei *Lucifer* die Hautdrüsen nicht aufzufassen, da sie bei beiden Geschlechtern vorkommen und mit dem Fortpflanzungsgeschäfte in keinem Zusammenhang stehen dürften.

Was endlich die bei Phronimiden von PAUL MAYER und CLAUS beschriebenen Drüsencomplex betrifft, die ähnlich sind denjenigen von *Lucifer*, so ist weder die Annahme von P. MAYER, nach welcher das Secret dieser Drüsen bei der Aushöhlung der Tönnchen, in welchen *Phronima* lebt, verwendet wird, noch diejenige von CLAUS, nach welcher wir es mit Speicheldrüsen zu thun haben, im Hinblick auf das früher Erörterte auf *Lucifer* anwendbar.

Zum Schluss will ich noch bemerken, dass ALLEN<sup>1)</sup> in der Axe der Kiemen von *Palaemonetes varians* Drüsen beschrieben hat, von denen besonders die reticulären den Drüsen bei *Lucifer* ähnlich zu sein scheinen.

### VIII. Bau und Entwicklung des Geschlechtsapparats.

Verhältnissmässig am zahlreichsten sind die Angaben über den Geschlechtsapparat von *Lucifer*. Sie sind aber grösstentheils unzutreffend.

In seiner ersten Mittheilung berichtet SEMPER<sup>2)</sup> über den Genitalapparat Folgendes: Die Geschlechtsöffnung ist einfach und liegt bei

1) ALLEN, Minute structure of gills of *Palaemonetes varians*, in: Quart. J. Microsc. Sc., V. 34, p. 75—84.

2) SEMPER, l. c.

beiden Geschlechtern in der Mittellinie des Bauches dicht hinter dem letzten Brustfuss. Der Hode besteht aus einer in der Mittellinie des Thorax dicht unter dem Magen liegenden Samenrüse, an deren hinteres Ende, dort, wo der kurze Samenleiter entspringt, sich mehrere Nebenrüsen ansetzen. Das hintere Ende der männlichen Rüse reicht bis in die Mitte des ersten Hinterleibsgliedes, das vorderste bis ziemlich dicht an den Schlund. Das Weibchen hat zwei Eierstöcke, die vom Ende des sechsten Hinterleibsgliedes an dicht unter dem Darm bis in die Mitte des Thorax sich erstrecken, hier biegen sie in die beiden Samenleiter nach unten und schwellen dann zu zwei grossen Taschen an, die eine kleine rundliche Flasche umfassen. Die Geschlechtsöffnung ist einfach.

DOHRN<sup>1)</sup> sah beim Weibchen nur einen Eierstock vom Ende des letzten Pleonsegments bis an das Ende des Pereions sich erstrecken. Die männlichen Geschlechtsorgane bestehen aus einer langen, schlauchförmigen Rüse, welche unter dem Extremitätenpaar XI beginnt, nach vorn sich wendet, über dem Extremitätenpaar VIII nach oben und hinten umbiegt, bis an das Ende des ersten Pleonsegments reicht, dort wieder nach unten umbiegt und schliesslich mit einer erweiterten flaschenförmigen Anschwellung hinter dem letzten Beinpaar des Pereions ausmündet.

In seiner zweiten Mittheilung macht SEMPER<sup>2)</sup> etwas ausführlichere Angaben. Statt eines Eierstockes, wie DOHRN angiebt, fand er deren zwei; sie erstrecken sich aber nicht bis ins Vorderende des Pereions, sondern biegen mit den Eileitern unter dem letztern rechtwinklig um. Die Eileiter schwellen zu grossen seitlichen Taschen an, welche einen drüsigen Sack umfassen. Aus der Vereinigung dieser drei Säcke entsteht die Scheide. „Der unpaare Hode besteht aus einer Anzahl ungleich grosser, kurzer Follikel. Am hintern Ende des Hodens entspringt der kurze, nach vorn tretende Samenleiter; noch im Pleion schwillt er zu einer kugligen drüsigen Tasche an, in welcher das spitze Ende des den untersten Theil des Samenleiters ganz erfüllenden Spermatophors steckt. Dieser treibt dicht hinter dem letzten Pereiopodenfusspaar die männliche Geschlechtsöffnung etwas vor. Dort, wo der Samenleiter entspringt, inseriren sich verschiedene Rüsen; nach hinten zu erstreckt sich bis in das hintere Drittel des ersten Pleonsegments ein unpaarer heller Blindsack; rechts und links liegt eine aus einer länglichen und einer kugligen Ab-

---

1) DOHRN, l. c.

2) SEMPER, l. c.

theilung bestehende Drüse, welche sich rechts und links in einen unpaaren Blindsack öffnet.“

BROOKS' <sup>1)</sup> Angaben besonders über den drüsigen und ausführenden Apparat der männlichen Genitalien sind ausserordentlich mangelhaft. Wohl aber sah er, dass der letztere paarig ist. Beim Weibchen scheint BROOKS nur ein Receptaculum seminis gesehen zu haben.

SPENCE BATE <sup>2)</sup> citirt hauptsächlich BROOKS; seine Abbildungen auf tab. 80, fig. 1 u. 2 entsprechen durchaus nicht den thatsächlichen Verhältnissen.

Bau des männlichen Geschlechtsapparats. Während bei sämtlichen untersuchten Thorakostraken der Hoden über dem Darm und in verschiedenen Unterordnungen theils im Thorax, theils im Abdomen seine Lage einnimmt, finden wir bei *Lucifer* die bemerkenswerthe Ausnahme, dass der grösstentheils im Thorax gelegene Hoden unter dem Darm und zwar dicht an der untern Wand desselben zu liegen kommt (Taf. 33, Fig. 40 *T*). Eine weitere Ausnahme den übrigen Dekapoden gegenüber (Paguriden ausgenommen) besteht darin, dass derselbe bei *Lucifer* unpaar ist, während er bei jenen nach den Angaben von GROBBEN <sup>3)</sup> aus einem paarigen und einem unpaarigen Abschnitt besteht.

Diese auffallenden Abweichungen sind, wie wir weiter unten sehen werden, secundäre Erscheinungen, welche erst im Lauf der postembryonalen Entwicklung auftreten und bedingt sein dürften durch die eigenthümliche Körperform des Thieres.

Der Hoden beginnt (Taf. 33, Fig. 41) ungefähr an der Grenze zwischen zweitem und drittem Maxillarfuss und erstreckt sich bis in den Anfangstheil des ersten Abdominalsegments. Hier beginnt der ausführende Apparat mit seinen Drüsen und Nebendrüsen.

An demselben unterscheidet GROBBEN drei Hauptabschnitte: zunächst einen Zuleitungsabschnitt, welcher vom Hoden entspringt und als Leitungsrohr für die Samenmassen dient. Dieser setzt sich in den zweiten Abschnitt, in den Drüsenabschnitt fort, welcher sich durch sein breiteres Lumen, häufig durch eine verschiedene Beschaffenheit des Epithels und noch dadurch auszeichnet, dass in ihm um die sich hier ansammelnden Samenmengen eine bedeutende Menge

1) BROOKS l. c.

2) SPENCE BATE, l. c.

3) GROBBEN, Beiträge zur Kenntniss d. männlichen Geschlechtsorgane bei d. Dekapoden, in: Arb. Zool. Inst. Wien, V. 1, p. 57—150, 1878.

Secret abgeschieden wird. Den dritten Abschnitt bildet der Ductus ejaculatorius, der mit einer kräftigen Musculatur versehen ist. Sämmtliche drei Abschnitte zusammen bezeichnet GROBBEN als Vas deferens.

Ich behalte die GROBBEN'sche Eintheilung bei, weil sie zugleich die Function jedes Abschnitts ausdrückt, und im physiologischen Sinne kann ich in Uebereinstimmung mit GROBBEN den ganzen ausführenden Apparat, als ein Ganzes, als ein Vas deferens bezeichnen. Morphologisch aber stellt das Vas deferens, wie wir weiter unten sehen werden, kein einheitliches Gebilde dar, es besteht vielmehr aus Theilen, die unter einander nicht ganz gleichwerthig sind.

Wohl am schärfsten von allen bis jetzt untersuchten Dekapoden finden wir bei *Lucifer* die einzelnen Bestandtheile des ausführenden Apparats ausgeprägt. Wir unterscheiden hier ein Zuleitungsrohr, welches ich als Vas efferens (*Ve*) bezeichnen will, einen Drüsenabschnitt, welcher im Gegensatz zu den übrigen Dekapoden aus zwei Drüsen, und zwar aus einer Spermatophorendrüse (*Spdr*) und einer accessorischen Spermatophorendrüse (*Spdr*<sup>1</sup>) zusammengesetzt ist, und einen Ductus ejaculatorius (*De*).

Im vordern Viertel des ersten Abdominalsegments entspringt jederseits aus dem hintern Ende des Hodens, zu den Seiten des Darmcanals das ziemlich breite Vas efferens, welches, ohne Windungen zu machen, in gerader Richtung bis zum Anfang des zweiten Abdominalsegments verläuft. An dieser Stelle biegt dasselbe nach aufwärts um, und wiederum in gerader Richtung, dem ersten Theil parallel verlaufend, mündet es unterhalb eines cylinderförmigen Anhangsstücks (*Acs*) in eine mächtige Drüse ein, die ich als Spermatophorendrüse bezeichne. Diese Drüse, die ihre Lage im ersten Abdominalsegment hat und beinahe den ganzen Raum der Leibeshöhle zwischen Darmcanal und Bauchmusculatur ausfüllt, stellt eine umgekehrte, etwas unregelmässige Pyramide dar, deren dem Rücken zugekehrte Wand bedeutend schmaler ist als die Seitenwandungen besonders im vordern Abschnitt der Drüse. Ungefähr in der Mitte der dorsalen Wand der Drüse befindet sich ein schmales, cylinderförmiges Anhangsstück (*Acs*), welches mit einem engen Lumen versehen ist und ebenfalls in die Spermatophorendrüse einmündet, aber oberhalb der Einmündungsstelle der Vasa efferentia. Die Bedeutung dieses Anhangsstücks, für welches ich kein Analogon bei andern Dekapoden finde, blieb mir unklar.

Im hintern Abschnitt der Spermatophorendrüse, ungefähr dort,

wo die vom Secret umhüllten Samenmassen sich befinden, stülpt sich die ventrale Wand der Drüse bauchig aus (*Aus*). Die Ausstülpung erstreckt sich bis zu der Stelle, gegenüber welcher das Anhangsstück in die Drüse einmündet. Hier geht die Ausstülpung in einen kurzen Verbindungsgang (*Vg*) über, der in eine zweite Drüse einmündet, die ich als accessorische Spermatophorendrüse (*Spdr'*) bezeichnen will. Dieselbe (Taf. 34, Fig. 42) ist aus drei Theilen zusammengesetzt. Der hintere Abschnitt der ganzen Drüse besteht aus zwei kammerartigen Gebilden, denen sich nach vorn zu ein drittes anschliesst. Die rechte, der Bauchseite zugewendete Kammer, auf deren lateroventraler Wand der Verbindungsgang zur Spermatophorendrüse einmündet (*Em*), geht in das Hinterende des Ductus ejaculatorius über. Die Höhlen dieser beiden Kammern communiciren ihrerseits wieder mit der des vorn gelegenen Abschnitts. Der letztere ist ungefähr von eiförmiger Gestalt und liegt der dorsalen Wand des Duct. ejac. theilweise an.

Die Endabschnitte der paarigen Ausführungsgänge (*De*), die ich der Analogie mit andern Dekapoden nach als Ductus ejaculatorii bezeichne, obwohl sie der kräftigen Musculatur, die man bei jenen findet, entbehrt, liegen an der Grenze zwischen Thorax und Abdomen. Sie haben ungefähr die Form einer Retorte, deren breiterer Theil nach aussen gerichtet ist und deren schmalerer nach innen, in die rechte Kammer der accessorischen Spermatophorendrüse übergeht. In einem der beiden Duct. ejacul. steckt bei in der Fortpflanzung begriffenen Männchen eine gelbliche Spermatophore (*Sph*), welche ebenfalls eine retortenförmige Gestalt besitzt. Das hintere, bedeutend verjüngte Ende der Spermatophore reicht bis zum Boden der rechtsseitig gelegenen Kammer der accessorischen Spermatophorendrüse.

In beiden Ductus ejaculatorii fand ich niemals gleichzeitig Spermatophoren.

Eine äussere Oeffnung im ausführenden Apparat konnte merkwürdiger Weise nicht nachgewiesen werden; vielleicht erscheint eine solche erst zur Zeit der Begattung, wenn das Männchen dem Weibchen, wahrscheinlich mit dem Petasma, in die Vagina eine Spermatophore einführen soll.

Hervorheben will ich noch, dass der ganze rechte ausführende Apparat etwas höher gelegen ist als der linksseitige.

Beim Studium des Baues des Hodens, den ich zunächst besprechen will, kam es mir in erster Linie darauf an, die Bedeutung der hier

vorkommenden Epithelzellen genau festzustellen, da die Literatur in dieser Beziehung manche strittige Fragen aufweist.

GROBBEN<sup>1)</sup> unterscheidet im Hoden der Dekapoden eine Keimlinie, in der die Bildung der Samenkörperchen vor sich geht. In der Keimlinie finden sich zweierlei Epithelzellen, grosse polygonale Zellen, die GROBBEN als Samenmutterzellen bezeichnet, und am Rand gelegene, in einer gemeinsamen Protoplasamasse eingebettete grosse Kerne, die er als Ersatzkeime für die Samenmutterzellen deutet.

Als ich meine Präparate durchstudirt habe, musste ich die Bedeutung der GROBBEN'schen Ersatzzellen als solche in Frage stellen aus dem einfachen Grunde, weil ich Follikel fand, die ausschliesslich Samenmutterzellen oder Spermatogonien enthielten, in denen aber die Ersatzzellen ganz fehlten.

VOM RATH<sup>2)</sup> hat auch gezeigt, dass diesen Zellen eine Bedeutung als Ersatzzellen nicht zukommt, und ist zu dem Resultat gelangt, dass der Ersatz der Spermatogonien in einer andern Weise vor sich geht, als sich das GROBBEN vorgestellt hat. VOM RATH ging aber noch weiter und sprach diesen Zellen überhaupt jede Bedeutung für die Spermiabildung ab und bezeichnete sie als Stützzellen oder Randzellen, die atrophiren und ganz zu Grunde gehen.

Wenn GROBBEN angiebt, dass die Spermatogonien durch die am Rand befindlichen Zellen ersetzt werden, so ist das in so fern richtig, als die letzteren, wie wir sehen werden, die Urgeschlechtszellen darstellen. Unrichtig dagegen ist es, wenn VOM RATH diesen Zellen jede Bedeutung abspricht.

Ich habe den Hoden von *Lucifer* in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht, um mir Klarheit darüber zu verschaffen, aus welchen Zellen die Spermatogonien stammen.

In einem frühen Stadium der Entwicklung zeigt der Hoden nur eine Art Zellen, welche zu einem Syncytium verschmolzen sind: man findet relativ grosse Kerne, welche in einer gemeinsamen Protoplasamasse eingebettet sind. Auch in einem weitem Stadium der Entwicklung weist der Hoden ausschliesslich solche Epithelzellen auf. Unmittelbar vor der Geschlechtsreife enthalten schon manche Follikel neben diesen Zellen bereits solche, welche den Spermatogonien ganz

---

1) GROBBEN, l. c.

2) VOM RATH, Ueber die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden, in: Zool. Anz. 1891.

ähnlich sind (Taf. 34, Fig. 43 *Spg*, *Uz*). Auch im ausgebildeten Zustand prävalirt im Hoden die erstere Zellart, welche den GROBBEN'schen Ersatzzellen entspricht.

Die entwicklungsgeschichtlichen Daten lassen, glaube ich, keinen andern Schluss zu als den, dass die GROBBEN'schen Ersatzzellen (die VOM RATH'schen Stütz- oder Randzellen) die wichtigste Epithelart des Hodens darstellt, nämlich die Urgeschlechtszellen, aus denen sich die Spermatogonien entwickeln.

Einen weitem Beweis für diese Annahme bildet der reife Hoden selbst, in dem man Follikel findet, die aus den Urgeschlechtszellen bestehen, zwischen welchen Spermatogonien vorkommen.

GROBBEN untersuchte den Hoden eines 3,7 cm langen *Astacus*-Embryos und fand in demselben als Epithel die Ersatzkeime, also die Urgeschlechtszellen und neben diesen auch solche Zellen, welche den Samenmutterzellen glichen. Dem Commentar VOM RATH's zu diesem Befunde, es haben sich aus einem ursprünglich indifferenten Epithel auf mitotischem Wege zwei Zellarten, die Spermatogonien und die Randzellen, gebildet, vermag ich mich in Anbetracht der entwicklungsgeschichtlichen Daten nicht anzuschliessen.

Beim weitem Studium des Hodens stösst man auf Erscheinungen, die uns erklären, weshalb VOM RATH die Urgeschlechtszellen als bedeutungslose Randzellen auffasste. Es stellt sich nämlich heraus, dass nicht alle Urgeschlechtszellen zu Spermatogonien sich umwandeln, dass sich viele wahrscheinlich auf amitotischem Wege theilen, kleiner werden und endlich thatsächlich, wie es VOM RATH beobachtet hat, atrophiren.

Die aus den Urgeschlechtszellen hervorgegangenen Spermatogonien theilen sich, und aus den Theilungsproducten gehen nun die Spermatozoen hervor. Dieselben stellen elliptische Körperchen ohne Fortsätze dar, deren längster Durchmesser etwa 0,002 mm misst.

---

Mit einer nahezu trichterförmigen Oeffnung entspringen aus dem hintern Theil des Hodens die *Vasa efferentia*. Der äussern *Tunica propria* sitzen am Anfangstheil derselben ziemlich niedere Epithelzellen auf, deren Kern central gelegen ist. Weiter nach hinten, wo das Lumen des Zuleitungsrohrs, welches von einer chitinigen *Tunica intima* ausgekleidet ist, geringer wird, gewinnt das Epithel an Höhe. Dasselbe zeigt im ganzen Verlauf der *Vasa efferentia* ein Verhalten, welches darauf hinweist, dass demselben eine secretorische Thätigkeit zukommt. Das stünde jedenfalls im Einklang mit den Angaben von

GROBBEN, der dem Zuleitungsrohr eine secretorische Thätigkeit zuschreibt. Man findet nämlich in den Vasa efferentia neben Epithelzellen, die ein intactes körniges Protoplasma aufweisen, auch solche, in denen sowohl das letztere als der Kern verändert ist. Die Veränderungen des Protoplasmas bestehen darin, dass in demselben kleinere und grössere Lücken auftauchen, die durch Ausscheidung des Secrets entstanden sein dürften (Taf. 34, Fig. 44). Bei gesteigerter secretorischer Thätigkeit werden wohl auch die Veränderungen in den Epithelzellen stärker ausgeprägt sein. Man findet thatsächlich Zellen, die leere Hülssen mit leicht gefalteten Wandungen darstellen und deren Kern zu einem Klümpchen, welches im hintern Ende der Zelle gelegen ist, sich umgestaltet.

Der feinere Bau der Spermatophorendrüse gestaltet sich folgendermaassen: Im vordern Theil der Drüse bis zur Einmündung des cylindrischen Anhangsstücks ist das Epithel recht zierlich arkadenartig angeordnet, und zwar befinden sich auf der dorsalen Seite enorm lange und schmale Epithelzellen (Taf. 34, Fig. 45), die an den Seiten successive an Höhe abnehmen, um dann auf der Bauchseite selbst ausserordentlich klein zu werden. Sie besitzen ein von Körnchen durchsetztes Protoplasma, in dessen basalem Abschnitt der verhältnissmässig kleine Kern gelegen ist. Dort, wo das cylindrische Anhangsstück in die Drüse einmündet, wird das Epithel auf der dorsalen Seite niedriger, auf der ventralen dagegen höher, als es im vordern Abschnitt der Drüse war. Nach hinten zu, wo das Lumen der Drüse successive kleiner wird, sehen wir wiederum das Epithel an Höhe zunehmen und an manchen Stellen sogar höher werden als im vordern Abschnitt der Drüse.

Untersucht man den Inhalt der Drüse, so wird man Folgendes gewahr: In der Gegend, wo das cylindrische Anhangsstück und die Vasa efferentia in die Drüse einmünden, finden sich massenhaft Samenzellen angehäuft, die frei im Lumen der Drüse liegen. Nach hinten zu und zwar gegen die beginnende Ausstülpung der ventralen Wand der Drüse liegen Samenzellen, die aber von einer homogenen Masse eingeschlossen sind (*Sm*), welche sich mit Kernfärbemitteln intensiv tingirt. Im vordern Abschnitt der Drüse sehen wir gleich unter den Epithelzellen eine der arkadenförmigen Anordnung derselben entsprechende halbkuglige Masse (Taf. 33, Fig. 41 *Gm*), welche sich chemisch ähnlich verhält wie die im Ductus ejac. steckende Spermatophorenhülle. Unterhalb dieser Masse sehen wir wiederum eine Anhäufung von gelblichen Krümeln, deren chemische Beschaffenheit jener der gelben Masse nahe zu stehen scheint.

Der Verbindungsgang ist von einem niedern Cylinderepithel ausgekleidet.

Die Nebenspermatophorendrüse besteht aus einem hohen Cylinder-epithel, welches eine starke secretorische Thätigkeit entfaltet. Besonders bezieht sich das auf den dem hintern Ende des Ductus ejac. seitlich anliegenden Abschnitt und auf den untern, dem Rücken zugekehrten. In der beigegebenen Abbildung (Taf. 34, Fig. 42 *Scrm*) sehen wir im letztern eine homogene Secretmasse, ähnlich derjenigen, die sich in der Spermatophorendrüse um die Samenmassen bildet. Auch im Abschnitt 3 findet sich eine massenhafte Anhäufung von Secretgranula (*Scrm'*). Der Ductus ejaculatorius besitzt ebenfalls ein hohes Cylinder-epithel (Taf. 34, Fig. 46), welches, wie es scheint, die Secretmassen absondert, aus denen die äussere Spermatophorenhülle gebildet wird. Im Lumen des Ductus ejaculatorius sehen wir auch Anhäufungen von Secretmassen, die mit einander verschmelzen (Taf. 34, Fig. 47 *Scm*) und, der Form des Ductus sich anpassend, eine retortenförmige Gestalt annehmen. Die Spermatophore besteht aus zwei Hüllen, aus einer innern und einer äussern. Die innere Spermatophorenhülle, welche den Samen unmittelbar einschliesst, wird entweder in der Spermatophorendrüse oder Nebenspermatophorendrüse gebildet. Die äussere wird höchst wahrscheinlich nur im Ductus ejaculatorius abgeschieden (vgl. Taf. 34, Fig. 47 *Scm*).

Zum Schluss erübrigt mir noch, das Hilfsorgan der Begattung, das sogenannte Petasma (Taf. 34, Fig. 48) zu beschreiben.

An der Innenseite des ersten Abdominalfusses finden wir ein bizarres und ziemlich complicirtes Gebilde, welches höchst wahrscheinlich dazu dient, die Spermatophoren aus dem Ductus ejaculatorius herauszunehmen und dieselben dem Weibchen in die Scheide einzuführen.

Auf einem ziemlich breiten Basalstück (*Bs*), welches nach innen zu convex ist, sitzt ein Mittelstück, welches mit dem Basalstück nahezu einen Winkel bildet. Nur der hintere Rand des Basalstücks befestigt sich an der Innenseite des Abdominalfusses, sonst liegt es mit seiner ausgehöhlten Fläche derselben frei an, ebenso wie das Mittel- und Endstück. Vom hintern Rand des Abdominalfuss-Stammes entspringt ein breites Muskelbündel (*M*), welches bis zur Mitte des Mittelstücks verläuft und hier sich inserirt. Wahrscheinlich bewirkt dieser Muskel ein Zurückschlagen des Petasmas. Das Endstück (*Es*), welches den Eindruck macht, als ob es dem Mittelstück kappenförmig aufsitzen würde, ist, wie die Entwicklung des Petasmas belehrt, nichts Anderes

als das Mittelstück, welches sich umgebogen und nach innen und lateralwärts zurückgeschlagen hat. Das Endstück endet mit zwei Fortsätzen, an denen man etwa 15 quer verlaufende feine Leisten findet. In den Fortsätzen stecken zwei chitinige stileartige Gebilde (*St*).

Die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane. Das Studium der Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparats gewährt uns einerseits die Möglichkeit, die einzelnen Abschnitte desselben einer morphologischen Deutung zu unterwerfen, andererseits gewinnen wir dadurch Aufschluss über die auffallenden Abweichungen, die der entwickelte männliche Genitalapparat gegenüber demjenigen der übrigen Dekapoden bietet: ich meine hier das Unpaarsein des Hodens und seine Lage unter dem Darm.

In einem Stadium, welches bereits sämtliche *Lucifer*-Charaktere aufweist, sehen wir ungefähr von der Region des dritten Maxillarfusses einen schmalen Zellenstrang bis in den Anfangstheil des ersten Abdominalsegments ziehen. Hier angelangt, biegt er nach aufwärts bis in den hintersten Teil des Thorax knieförmig um und geht dann in ein blind geschlossenes, wurstförmiges Stück über, welches nahezu senkrecht zur Längsaxe des Körpers verläuft und bis an die Bauchwand reicht (Taf. 34, Fig. 49 *T*). Der lange Zellstrang stellt die Anlage des Hodens dar, während der rechte Schenkel der knieförmigen Biegung die Anlage des ganzen drüsigen Abschnitts (*Spdr*) und das wurstförmige, senkrecht zur Längsaxe verlaufende Stück die Anlage des Ductus ejaculatorius darstellt (*De*).

Eine histologische Differenzirung der einzelnen Abschnitte des Genitalapparats ist in diesem Stadium noch nicht aufgetreten. Die ganze Anlage ist in allen ihren Theilen aus niedern Cylinderepithelien zusammengesetzt.

Wenn wir dieses Stadium an Schnitten untersuchen, so treten uns interessante Verhältnisse entgegen. Liess schon die Duplicität des ganzen ausführenden Apparats im ausgebildeten Thier die Vermuthung zu, dass wahrscheinlich auch der Hoden einst paarig war, so gewinnen wir in diesem Stadium den directen Beweis dafür. Wir sehen nämlich, dass der schmale Zellenstrang, der die Anlage des Hodens darstellt, ebenso wie die Anlage des ausführenden Apparats paarig ist (Taf. 34, Fig. 50 *T*).

Auch die abweichende Lage des Hodens im ausgebildeten Thier erklärt sich vollauf durch die Lage, welche der paarige Hoden in diesem Stadium einnimmt. Führt man nämlich Schnitte durch den

vordersten Theil der Hodenanlage, so überzeugt man sich, dass die beiden von einander getrennten Anlagen über dem Darm liegen. Der hintere Theil dagegen verschiebt sich zu den Seiten des Darms derart, dass er schliesslich ganz unter den Darm zu liegen kommt (Taf. 34, Fig. 50, 51 *T*). Im Laufe der weitem Entwicklung kommt schon die paarige Hodenanlage ausschliesslich unter den Darm zu liegen. Aus jeder Hodenanlage bilden sich nun Follikel, die derart in einander greifen, dass sich im ausgebildeten Zustand keine Symmetrie mehr nachweisen lässt.

Was die übrigen Sexualcharaktere in diesem Stadium anbetrifft, so sehen wir, dass das Petasma (*P*) bereits angelegt ist, und zwar in Form eines kleinen Integumentaushwuchses. Dagegen sind die Haken im letzten Abdominalsegment noch nicht angelegt. An der Stelle, wo sich beim ausgebildeten Thier der zweite Haken befindet, sehen wir nur einen Stachel. Eben so fehlt noch gänzlich der Auswuchs am Telson.

Das nächste Stadium unterscheidet sich vom erstern dadurch, dass das hinterste Ende der Hodenanlage länger und schmaler, die Anlage des drüsigen Abschnitts länger und dicker wurde. Ich will hier gleich hervorheben, dass das sich verschmälernde und verlängernde Hodenende die Anlage der Vasa efferentia darstellt.

Das Petasma hat an Breite und Länge zugenommen. Am letzten Abdominalsegment ist der Stachel verschwunden, an seiner Stelle sehen wir eine hakenförmige Ausstülpung des Integuments, welche die Anlage des zweiten Abdominalhakens repräsentirt. Vom erstern, ebenso wie vom Auswuchs am Telson ist noch nichts zu sehen.

Das dritte Stadium (Taf. 34, Fig. 52) zeigt im Vergleich zum zweiten schon mehr in die Augen springende Fortschritte.

Die Hodenanlage (*T*) ist breiter geworden, der hinterste Theil derselben, also die Anlage der Vasa efferentia, wurde schmaler und länger und ist in Folge dessen mehr ins Abdomen gerückt. Auch die Drüsenanlage hat an Grösse beträchtlich zugenommen. Es sind bereits von ihr zwei Abtheilungen angedeutet (*Spdr*, *Spdr'*). Der hintere Abschnitt, der eine pyramidenähnliche Gestalt zeigt, geht nach vorn in ein schmäleres Stück über, welches die Anlage des Ausführungsgangs der Spermatophorendrüse darstellt und welches sich in den zweiten verdickten Abschnitt fortsetzt. Der letztere ist die Anlage der accessorischen Spermatophorendrüse.

In diesem, sowie zum Theil schon im vorhergehenden Stadium lässt sich eine histologische Differenzirung im ausführenden Apparat constatiren. Das Petasma ist fast in gleicher Grösse geblieben. Der

zweite Abdominalhaken hat dagegen an Grösse zugenommen. Vom erstern ist noch immer keine Spur zu finden. An der Stelle, an welcher am Telson der Auswuchs entsteht, sieht man eine reichliche Zellenwucherung.

In jeder Hinsicht bedeutende Fortschritte weist schon das nächste Stadium auf (Taf. 34, Fig. 54).

Die breiter gewordene Hodenanlage, die von vorn nach hinten einen Zerfall in follikelartige Abschnitte zeigt, geht in die schmalen Vasa efferentia über, die eine beträchtliche Länge erreicht haben. Sie erstrecken sich bis vor dem Endabschnitt des ersten Abdominal-segments, hier biegen sie um, wenden sich nach aufwärts und münden in die Spermatophorendrüse ein. Oberhalb der Einmündungsstelle schnürt sich von der letztern ein cylinderförmiges Stück ab, in welchem sich ein vom Cylinderepithel ausgekleidetes Lumen zu bilden anfängt. Es ist das das accessorische Stück, dessen Bedeutung mir unklar blieb.

Die Anlage des drüsigen Abschnitts weist beträchtliche Veränderungen auf. Die Spermatophorendrüse (*Spdr*) ist länger geworden und zeigt noch mehr die pyramidenähnliche Gestalt, die derselben im ausgebildeten Zustande zukommt, ausgeprägt. In ihrem vordern Abschnitt ist bereits ein Lumen sichtbar, welches von einem ziemlich hohen Epithel ausgekleidet ist. Nach vorn geht sie in den kurzen Verbindungsgang über, der in die Anlage der accessorischen Spermatophorendrüse führt (*Spdr'*). Dieselbe ist bereits vom Hinterende des Ductus ejaculatorius abgeschnürt und stellt ein von Cylinderepithel ausgekleidetes sackartiges Gebilde dar, welches an der der Rückenseite zugekehrten Wand eine Einschnürung zeigt. Durch dieselbe wird die äussere Trennung der beiden untern Kammern angedeutet. Das Petasma (Taf. 34, Fig. 53) hat eine breitere Basis gewonnen. Das Endstück beginnt die charakteristische Biegung zu machen.

Das letzte Stadium (Taf. 35, Fig. 55) ist nahezu geschlechtsreif. Der folliculäre Bau des Hodens ist bereits deutlich ausgesprochen (*T'*). Die Vasa efferentia (*Ve*) haben ihre definitive Länge erreicht. In der Spermatophorendrüse (*Spdr*), und zwar im vordern Abschnitt derselben, beginnt die gelbe Masse sich abzuscheiden (*Gm*), im hintern sehen wir die mit Carmin sich stark färbenden Secretmassen, die die innere Spermatophorenhülle liefern (*Sm*). In der accessorischen Spermatophorendrüse kam es bereits zur Sonderung der drei Abschnitte derselben (*Spdr'*). Sämmtliche äussern Sexualcharaktere sind bereits vorhanden.

Vergleichen wir jetzt die Verhältnisse, die im ausgebildeten Thier vorkommen, mit denjenigen, die wir im Lauf der postembryonalen Entwicklung gefunden haben, so ergibt sich Folgendes: Die Vasa efferentia stellen morphologisch modificirte Abschnitte des Hodens dar, und die beiden Spermatophorendrüsen lassen sich wiederum auf denjenigen Abschnitt der Anlage des Geschlechtsapparats zurückführen, welcher die Hodenanlage mit dem Ductus ejaculatorius verbindet. Das Unpaarsein des Hodens und dessen Lage unter dem Darm sind secundäre, im Lauf der postembryonalen Entwicklung gewonnene morphologische Eigenthümlichkeiten.

Die weiblichen Geschlechtsorgane. Sowohl in Bezug auf den Bau als auf die postembryonale Entwicklung gestalten sich die weiblichen Geschlechtsorgane bedeutend einfacher.

Besondere secundäre Sexualcharaktere, die wir beim Männchen so mannigfach ausgeprägt finden, gehen dem Weibchen gänzlich ab. Während beim Männchen, wie wir sahen, die Geschlechtsdrüse im Thorax gelegen ist, ist dieselbe hier ganz in das Abdomen gerückt; und zwar erstreckt sich der paarige Eierstock von der Grenze zwischen Thorax und Abdomen, unterhalb des Darmcanals bis zum äussersten Ende des letzten Abdominalsegments. Ueber den Bau des Ovariums habe ich nichts Bemerkenswerthes hervorzuheben. Die Eier, die einen Längsdurchmesser von 0,3—0,4 mm besitzen, liegen in verschiedener Stufe der Ausbildung hinter einander.

Auf der ventralen Seite des Thorax und zwar am hintersten Abschnitt desselben, in der Höhe des letzten Thorakalbeinpaares sehen wir in der Mitte eine längliche, etwa 0,1—0,11 mm messende Spalte, welche die Vaginalöffnung darstellt. Dieselbe ist unpaar und wird wie von einem dreiwandigen Rahmen umgeben (Taf. 35, Fig. 56). Nach aussen zu bilden die Hypodermiszellen (*Hp*) dicke Wülste, die eben die Wandungen des Rahmens darstellen; nach innen zu, also die Vaginalöffnung unmittelbar begrenzend, schliessen sich den Hypodermiswülsten ziemlich dicke cuticulare Leisten (*C*) an.

Oberhalb der Vaginalöffnung befindet sich ein quer verlaufendes Muskelbündel, welches wahrscheinlich dazu dient, den Verschluss der Vagina zu besorgen.

Ich fand unter meinem Material oft Weibchen, die in der Vaginalöffnung eine Spermatophore stecken hatten, und zwar steckte nur der hinterste Theil in derselben.

Die unpaare Vaginalöffnung führt in zwei tiefer gelegene Receptacula seminis (Taf. 35, Fig. 56 *Rp*). Dieselben stellen nahezu kugelförmige Gebilde dar, die von einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet sind. Nach innen von den Receptac. seminis um dieselben herum befindet sich eine drüsige Masse (*Kdr*). Dieselbe dürfte höchst wahrscheinlich eine Kittsubstanz produciren, die zum Umhüllen oder Anheften der Eier dient, denn besondere Kittdrüsen, wie sie BRAUN (siehe oben) für manche Dekapoden beschreibt, kommen bei *Lucifer* nicht vor. Ich kann auch nicht die Angabe von CANO<sup>1)</sup> bestätigen, nach welcher das Receptaculum seminis bei *Lucifer* eben so wie bei den Brachyuren selbst als Cementdrüsen fungirt. An diversen Körperstellen bei verschiedenen Dekapoden vorkommende Drüsen, die CANO ebenfalls als Cementdrüsen in Anspruch nehmen will, scheinen auch diese Function nicht zu besitzen. In fig. 18 bildet CANO eine Cementdrüse von *Stenopus spinirostris* ab, die aber ganz ähnlich ist derjenigen, welche man in der Oberlippe bei *Lucifer* findet. In fig. 19 sind von demselben Thier Cementdrüsen am zweiten Pleopoden abgebildet, die aber wiederum mit denjenigen übereinstimmen, welche ich in den Extremitäten bei *Lucifer* beschrieben habe.

Aus dem Receptaculum seminis entspringt jederseits ein schmaler, senkrecht zur Längsaxe des Körpers verlaufender Oviduct. Bei der Betrachtung des Thieres von der Seite aus ist derselbe sehr schwer zu sehen. Auch an Querschnitten entgeht er leicht der Beobachtung, weil er dicht und parallel zu den seitlichen Wandungen des Körpers verläuft. Am besten ist er an horizontalen Schnitten zu sehen (Taf. 35, Fig. 56 *Ovd*). Der Bau desselben zeigt nichts Bemerkenswerthes. Wie wir sahen, bietet *Lucifer* in Bezug auf die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung im 3. Thorakalsegment einerseits Verhältnisse dar, die wir bei den übrigen Dekapoden finden, andererseits abweichende, indem dieselbe trotz des Paarigseins des übrigen Geschlechtsapparats unpaar ist. Diese letztere Eigenthümlichkeit ist nicht etwa eine erst im Lauf der postembryonalen Entwicklung gewonnene, sondern es wird von vorn herein nur eine Geschlechtsöffnung angelegt.

Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane. In einem Stadium, welches schon sämtliche *Lucifer*-Charaktere aufweist, verdickt sich das Integument eine Strecke weit auf der ventralen Seite,

1) CANO, Morfologia dell' apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 9, p. 520.

und zwar ungefähr in der Höhe des letzten Thorakalbeinpaars und beginnt sich längs der Medianlinie einzustülpen. Ein derartiges Stadium ist in Fig. 57, Taf. 35, abgebildet. Wir sehen das verdickte Integument, welches sich einzustülpen beginnt (*V*). Zwischen der untern Wand der Einstülpung und der Leibeswand sieht man ein kleines, dem letzten Thorakalganglion anliegendes längliches Gebilde, welches aus einer Anzahl dicht an einander gedrängter Zellen besteht (*Rp*) und welches die Anlage des Receptaculum seminis darstellt. Oberhalb der vordern Wand der Einstülpung sehen wir wiederum eine kleine Gruppe von Zellen, aus denen sich der Vaginalmuskel entwickelt (*M*). Zwischen der ventralen Körpermusculatur und dem Darmcanal befindet sich die bis zum hintern Körperende sich erstreckende paarige Anlage des Ovariums (*Ov*).

In einem weitem, in Fig. 58, Taf. 35 abgebildeten Stadium sind die Wandungen der Einstülpung dicker geworden und ragen tiefer in die Leibeshöhle hinein (*V*). Die Anlage des Recept. seminis zeigt eine beträchtliche Vergrösserung, wodurch das letzte Thorakalganglion nach innen gedrängt wurde. Das folgende Stadium (Taf. 35, Fig. 59) weist schon Verhältnisse auf, die denen im ausgebildeten Zustande schon nahe stehen. Die Einstülpung wurde tiefer, die Wandungen derselben dicker. Das Recept. seminis stellt bereits ein kugliges Gebilde dar, welches schon mit einer Höhle versehen ist. Umgeben ist dasselbe von Zellen, die zur Kittdrüse werden.

## IX. Ueber einen Fall von vollständigem Hermaphroditismus.

Schliesslich möchte ich noch über einen Fall von Hermaphroditismus berichten, auf den ich im Lauf meiner Untersuchungen gestossen bin. Leider bemerkte ich das erst, als ich das Thier zu einem andern Zwecke zu präpariren begonnen hatte.

Bei der Betrachtung des hintern Abdominalabschnittes (Taf. 35, Fig. 62) fiel es mir auf, dass im letzten Abdominalsegment, obwohl ganz ausgebildete Eier vorhanden waren, daneben aber auch die zwei Haken und der Vorsprung am Telson, die ja ausschliesslich den Männchen zukommen, zu finden waren. Die weitere Untersuchung des Thieres ergab, dass hier thatsächlich weibliche und männliche Geschlechtsorgane im selben Individuum in voller Ausbildung vorliegen.

Was die männlichen Genitalien anbetrifft, so fand ich Folgendes: Während der Hoden unter normalen Verhältnissen in der Gegend des zweiten Maxillarfusses beginnt, zeigt derselbe hier in so fern eine Reduction, als er erst in der Gegend des zweiten Thorakalbeins an-

fängt (Taf. 35, Fig. 60 *T*). Der Hoden besteht aus relativ kleinen unregelmässig gestalteten Follikeln und reicht bis in den Anfangstheil des Abdomens, wo das Vas efferens seinen Ursprung nimmt (*Ve*). Dasselbe ist unpaar und überdies bedeutend kürzer als beim normalen Männchen, indem es hier schon im ersten Abdominalsegment endet und zwar in der Gegend, in welcher das erste Abdominalbein, welches ein vollkommen entwickeltes Petasma trägt, entspringt. Nachdem sich das Vas efferens nach aufwärts umgebogen hat, mündet es unterhalb des cylindrischen Anhangsstücks in die Spermatophorendrüse ein. Die letztere sowie die accessorische Spermatophorendrüse ist ebenfalls unpaar und zeigt denselben Bau wie beim normalen Männchen (Taf. 35, Fig. 61). Sie enthält ebenfalls Samenmassen, die in eine Hülle eingeschlossen sind. Die Mündung der Spermatophorendrüse in die accessorische und der Bau der letztern stimmen wiederum mit den normalen Männchen überein. Der unpaare Ductus ejaculatorius enthält eine ganz normale Spermatophore, in der Samenkörperchen eingeschlossen waren. Der ganze ausführende Apparat befindet sich auf der rechten Seite.

Oberhalb des Ductus ejaculatorius sehen wir eine normale Vagina; es scheint ferner, dass auch ein Receptaculum seminis und ein Oviduct vorhanden waren, nur konnte ich davon keine Abbildung liefern, da das Thier gerade an dieser Stelle verletzt war. Der Eierstock war unpaar und enthielt wohl ausgebildete Eier.

Wir haben also hier einen Fall von vollständigem Hermaphroditismus, indem auf der rechten Seite der männliche Geschlechtsapparat mit ausgebildeten Samenzellen, auf der linken Seite der weibliche Geschlechtsapparat mit wohl ausgebildeten Eiern zu finden war.

## Erklärung der Abbildungen.

Die Contouren sämtlicher Abbildungen wurden mit der Camera entworfen. Die römischen und arabischen Zahlen beziehen sich auf die HARTNACK'schen Objective und Oculare.

### Tafel 30.

Fig. 1. Das vordere Ende des Kopfstieles von der Bauchseite. *Vs* ventrale Stachel, *Asa* Ansatzstücke für die Antennen, *Z* das Züngelchen zwischen den letztern.

Fig. 2. Der Thorax in seitlicher Ansicht. *Sch* Schalenduplicatur, *Rd* rosettenförmige Drüsen. IV + 3.

Fig. 3. Ein Theil der Schale im Acanthosomastadium. *Rd* rosettenförmige Drüse. V + 3 ausgez. Tubus.

Fig. 4. Querschnitt durch die Schale im Acanthosomastadium in der Gegend der rosettenförmigen Drüse. *Ca* äussere Cuticula, *Hk* Kerne der Hypodermiszellen, *Cl* krümlige Masse, *Rz* Zellen der rosettenförmigen Drüse, *Ci* innere Cuticula. V + 3 ausgez. Tubus.

Fig. 5. Ein Theil eines Querschnitts durch die Maxillarregion, um den Zusammenhang der Paragnathen mit der vordern Maxille zu zeigen. *Md* Mitteldarm, *Mda* Anhang des Mitteldarms, *Mx'* die vordere Maxille, *Pg* Paragnathen, *Pgm* Paragnathenmuskel.

Fig. 6. Die vordere Maxille. *P* Maxillartaster, *Hdr* Hautdrüsen. IV + 3 ausgez. Tubus.

Fig. 7. Die hintere Maxille 1—4 die vier Laden. *Hdr* Hautdrüsen, *Afg* Ausführungsgänge derselben, *Em* der Muskel des Epi-  
podialanhangs. IV + 3 a. T.

Fig. 8. Der erste Kieferfuss. *Hdr* Hautdrüsen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 9. Der zweite Kieferfuss. *Hdr* Hautdrüsen. Dieselbe Vergr.

Fig. 10. Die Musculatur des Thorax. *Thbm*<sup>1-3</sup> die Muskelsysteme für die drei Thorakalbeine, *Kfm''*, *Kfm'''* die Musculatur für die letzten zwei Kieferfüsse, *Vm*, *Vm'* ventrale Musculatur, *Qm*, *Sgm*<sup>1-2</sup> quere und schräge Muskelbündel, *Abm* Abductor der Mandibeln, *Dm* dorsale Muskelbündel, *Lm*<sup>1-2</sup> laterale Bündel, *Tm* dorsoventrale Muskelbündel, *Sg* schräge Muskelbündel, *Dp* Duplicatur, vom hintern Thoraxrand zum 1. Abdominalsegment ziehend. IV + 3.

## Tafel 31.

Fig. 11. Musculatur des Abdomens. *Dm* dorsale Muskeln, *Lm*<sup>1-3</sup> laterale Bündel, *Sgm* schräge Bündel, *Vm* ventrale Muskeln, *Dp* Duplicatur, *D*<sub>1</sub>, *Dz* Stachel an den Ursprungsstellen der Abdominalfüsse, *Sg*<sup>1-4</sup> schräge Bündel im 6. Abdominalsegment, *Tm* dorsoventrale Bündel, *Tm'* verschobene dorsoventrale Bündel im letzten Segment des Abdomens, *Dc* Darmcanal. Dieselbe Vergr.

Fig. 12. Das Gehirn von der dorsalen Seite. *Vh* Vorderhirn, *Fgl* frontales Nervenzellenlager, *Ns* Nervenstiel des Augenganglions, *Sc* Schlundcommissur. V + 3.

Fig. 13. Das Gehirn von der ventralen Seite. *Mh* Mittelhirn, *Lo* Lobi olfactorii, *Sp*<sup>1</sup> Septum, welches die Anschwellungen des Mittelhirns und des Hinterhirns von einander trennt, *Hh* Hinterhirn, *Sp* Septum, welches das Mittelhirn vom Hinterhirn trennt, *Sc* Schlundcommissur. Dieselbe Vergr.

Fig. 14. Das Gehirn von der Seite aus. *Ni* Nerv für die innern Antennen, *Na* Nerv für die äussern Antennen. Die übrigen Buchstaben wie früher. Dieselbe Vergr.

Fig. 15. Querschnitt durch das Gehirn. *Sp*<sup>III</sup> Septum, welches das Vorderhirn vom Mittelhirn trennt, *Gb* Nervenzellenbeleg. Die übrigen Buchstaben wie früher. Dieselbe Vergr.

Fig. 16. Ein Sagittalschnitt durch das untere Schlundganglion, *Sc* Schlundcommissur, *Mdg* Mandibularganglion, *Mxg*<sup>1-2</sup> die Ganglien für die beiden Maxillen, 1 + 2 *Mxfg* das Ganglion für die beiden Maxillarfüsse, *Cm'* Commissurfasern des untern Schlundganglions, *Cm''* Commissur zur Vereinigung mit den Thorakalganglien. V + 3.

Fig. 17. Die Thorakalganglien von der Seite. 3 *Mxfg* das Ganglion für den dritten Kieferfuss, *Cm'''* Commissur zu den Abdominalganglien. Dieselbe Vergr.

Fig. 18. Das Nervensystem einer Larve im Acanthosomastadium von der ventralen Seite. *Na* Naupliusauge, *Ginf* unteres Schlundganglion. Die übrigen Buchstaben wie früher. Dieselbe Vergr.

Fig. 19. Ein Querschnitt durch das Gehirn in diesem Stadium. *Vh* + *Mh* gemeinschaftliche Anlage für das Vorder- und Mittelhirn, *Lo* Lob. olf. VII + 3 ausg. Tub.

## Tafel 32.

Fig. 20. Ein Querschnitt durch das Gehirn in einem ältern Stadium. Dieselbe Vergr.

Fig. 21. Ein Horizontalschnitt durch den Augenstiel. *Nb* Nervenbündel, 1 *Ga*—4 *Ga* vier Ganglienabschnitte, *Ms*<sup>1-4</sup> Marksubstanz, 1 *Kr*—3 *Kr* die drei Kreuzungen. IV + 3.

Fig. 22. Ein Sagittalschnitt durch den Augenstiel. *Mst* Markstränge des zweiten, *Mst'* Markstränge des dritten Ganglionabschnitts. Bezeichnung und Vergr. wie früher.

Fig. 23. Querschnitt durch den zweiten Ganglionabschnitt, dessen Marksubstanz mehrere Reihen säulchenartiger Gebilde zeigt. Dem Nervenzellenbeleg zugekehrte Schicht sind die getroffenen Markstränge *Mst*. V + 4.

Fig. 24. Ein Sagittalschnitt ungefähr durch die Mitte des Körpers. *Sc* Schlundcommissur, *Ld* Lippendrüsen, *Oes* Oesophagus, *Md* Mitteldarm, *Oemd* Uebergang des Oesophagus in den Mitteldarm, *Mg* Magenganglion. IV + 3.

Fig. 25. Querschnitt durch den Oesophagus. *L* Leberschläuche, *Hw* Hypodermiswülste. *Rm* Ringmusculatur, *Lm* seitliche Musculatur. V + 3 a. T.

Fig. 26. Ein folgender Schnitt. *Hs* Hypodermiszellen in der Leber an der Stelle, wo sie in den Oesophagus übergeht. Bezeichn. und Vergr. wie früher.

Fig. 27. Ein weiterer Querschnitt durch den Uebergang des Oesophagus in den Mitteldarm *Md*. Dieselbe Vergr.

Fig. 28. Ein Querschnitt durch den Darmcanal an der Stelle des Ueberganges des Mitteldarms in den Enddarm. *Md* Mitteldarm, *Ed* Enddarm, *Hw* Erhebungen des Enddarmepithels. VIII + 3.

### Tafel 33.

Fig. 29, 30, 31. Folgende Schnitte. Dieselbe Vergr.

Fig. 32a. Zellen der Mitteldarmdrüse. *Fm* Fermentzellen bez. Uebergangszellen. IX + 3 a. T. Fig. 32b. Fettzellen in der Mitteldarmdrüse, in denen man krümlige Massen *Km* sieht. Dieselbe Vergr.

Fig. 33. Querschnitt durch die Oberlippe eines jungen *Lucifer*. *Lr* Lippenring, *L* Leber. V + 3.

Fig. 34. Sagittalschnitt durch einen Paragnathen. *Ld* Paragnathendrüsen in Säckchen geordnet. V + 3.

Fig. 35. Querschnitt durch das Herz. *Mz* Muskelzellen, *Mb* Muskelbündel. IX + 3.

Fig. 36. Die Antennendrüse im Acanthosomastadium. *Eds* Endsäckchen, *Hrc* Harncanälchen, *Afg* Ausführungsgang, *Vw* die spätere Verwachsungsstelle zwischen beiden Antennendrüsen. VII + 3.

Fig. 37. Ein Querschnitt durch die Maxillarregion im Acanthosomastadium. *Dc* Darmcanal, *Da* Anhänge desselben, *Eds* Endsäckchen der Schalendrüse. V + 3.

Fig. 38. Ein Theil eines Querschnitts durch die Harncanälchen der Schalendrüse. VIII + 3.

Fig. 39. Eine fünfzellige Hautdrüse mit dem Ausführungsgang. IX + 3 a. T.

Fig. 40. Ein Querschnitt durch den Thorax. *T* Hoden, *Dc* Darmcanal, *M* seitliche Musculatur, *Ca* äussere Cuticula, *Hk* Kerne der Hypodermiszellen, *Cl* homogene chitinige Lage, *Rz* Zellen der rosettenförmigen Drüse, *Ci* innere Cuticula. IV + 3 a. T.

Fig. 41. Der männliche Geschlechtsapparat in seitlicher Ansicht. *T* Hoden, *Ve* Vas efferens, *Acs* cylinderförmiges Anhangsstück, *Spdr*

Spermatophorendrüse, *Aus* Ausstülpung der ventralen Wand derselben, die in den Verbindungsgang *Vg* übergeht, *Gm* gelbe Secretmasse, *Sm* Samenmassen von einem Secret umgeben, *Spdr'* accessorische Spermatophorendrüse, *De* Ductus ejaculatorius. *Sph* Spermatophore. IV + 3.

## Tafel 34.

Fig. 42. Ein Sagittalschnitt durch die accessorische Spermatophorendrüse. 1, 2, 3 die drei Kammern derselben, *Em* Einmündung des Verbindungsgangs, *Serm* homogene Secretmasse, *Serm'* Secretkügelchen. V + 3.

Fig. 43. Getheilte Spermatogonien *Spg*, am Rande die Urgeschlechtszellen *Uz*. VIII + 3.

Fig. 44. Querschnitt durch ein Vas efferens. Zellen in secretorischer Thätigkeit. VIII + 3.

Fig. 45. Epithelzellen der Spermatophorendrüse. Dieselbe Vergr.

Fig. 46. Epithelzellen des Ductus ejac. Dieselbe Vergr.

Fig. 47. Der Ductus ejac. *Scm* Secretmasse. V + 3.

Fig. 48. Das Petasma. *Bs* Basalstück, *Ms* Mittelstück, *Es* Endstück, *St* stiletartige Gebilde, *M* Muskel. IV + 3 a. T.

Fig. 49. Erstes Stadium der Entwicklung der männlichen Genitalien. *T* Hoden, *Spdr* Anlage der Spermatophorendrüse, *De* Ductus ejac., *P* Petasma. IV + 3.

Fig. 50. Querschnitt durch den vordern Abschnitt des Hodens des in Fig. 49 abgebildeten Stadiums. *T* Hoden, *Dc* Darmcanal. V + 3.

Fig. 51. Querschnitt durch den hintern Abschnitt des Hodens in demselben Stadium. Dieselbe Vergr.

Fig. 52. Drittes Stadium der Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparats. IV + 3.

Fig. 53. Das Petasma in einem weitem Stadium.

Fig. 54. Ein weiteres Stadium der Entwicklung des Genitalapparats. Dieselbe Vergr.

## Tafel 35.

Fig. 55. Letztes Stadium der Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparats. IV + 3.

Fig. 56. Ein Horizontalschnitt durch die weiblichen Genitalien. *Hw* Hypodermiswülste. *C* Cuticula, *Ovd* Oviduct, *Rp* Receptaculum seminis, *S* Samenmassen, *Kdr* Kittdrüsen. V + 3 a. T.

Fig. 57—59. Drei Stadien der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparats. *V* Vagina, *M* Vaginalmuskel, *Rp* Receptac. seminis, *Kdr* Kittdrüsen. Schwache Vergr.

Fig. 60. Hermaphrodit. *T* Hoden, *Vag* Vagina. *De* Ductus ejac., *Sph* Spermatophore. Schwache Vergr.

Fig. 61. Dasselbe. *Sphdr* Spermatophorendrüse, *Sphdr'* accessorische Spermatophorendrüse, *S* Samen, *Ve* Vas efferens. *Ov* Ovarium.

Fig. 62. Dasselbe. *Ov* Ovarium. *Hk* Haken, *Aus* Auswuchs am Telson.

# Anatomical structure of *Aspidogaster conchicola*.

By

Dr. Joseph Stafford B. A., Toronto.

(From the Zoological Institute of the University of Leipzig.)

With Plates 36—39.

## Introduction.

*Aspidogaster conchicola* has been the subject of frequent observation and many zoologists have added to its literature. Few, however, have devoted to it a lengthy investigation, or even subjected any of its organs to the methods of modern research.

It is not my intention so summarize here the results of previous writers <sup>1)</sup> and needlessly extend this work. Those results, important as they were to me, have been found in numerous cases inadequate but much of them, so far as correct, has been necessarily included in new and, it is hoped, more definite and thorough descriptions.

The aberrant form and the direct development or arrested metamorphosis of this worm, as well as the passing of its whole parasitic existence and attainment of sexual maturity in the one invertebrate host merit our most accurate attainable knowledge; which is all the more desirable also since its systematic position among the Trematodes has been an unsettled question. Until lately it was held to belong to the Monogenea, and its direct development seems to favor this view; while in structure, habits and the form of the embryo it presents many affinities to the Digenetic Trematodes, in which group it is placed by LEUCKART <sup>2)</sup>, who, from a comprehensive generalization of the relations between parasites and their hosts,

---

1) A list of the works on *Aspidogaster* is given at the end of this paper.

2) Parasites of man, 1886.

regards it as phylogenetically equivalent to a *Redia* and like *Archigetes* having become sexually mature.

### Material and occurrence.

Much of my material was procured from Plön, for which my best thanks are due to Dr. ZACHARIAS. About the last of October 1894 I received the first mussels from there, and almost every *Anodon* contained one to many *Aspidogasters*. I have been using material pretty constantly since that time and I find that the worms are present, in different developmental stages together in the same *Anodon*, in every month of the year. The mussels I used from the regions round Leipzig contained none, or only one, or a very few *Aspidogasters*; but those from Plön had a dozen or more, and in one I found forty-five, in another ninety-eight.

On opening the *Anodon* the parasites are often visible in the transparent pericardium. It was in this organ that the great mass of my *Aspidogasters* was obtained; and generally they were found closely packed into the anterior corners, at the entrance into the kidney and pericardial gland. In these latter organs I have found a good number too, but in no other organ have I succeeded in finding any, although I have taken considerable trouble to find evidence of migration of the young animals. In one *Anodon*, only, I found in the pericardial gland a couple of cysts. These were very non-transparent, and the one yielded upon compression a mass of globules somewhat resembling fat, while from the other came an *Aspidogaster* just in the stage when the yolk-glands begin to develop. This animal was very languid, almost non-transparent, filled with protoplasmic granules similar to those in an embryo, rapidly became more and more opaque, and altogether gave me the impression of approaching death and decomposition. I mounted it in my usual way in order to see if, under high magnification, it presented a normal structure, but could only make out that the skin and excretory vessels were apparently as in others.

### Methods.

On account of the small size of the animal it permits easy preparation as a living object and is yet not too small to give serial sections. Accordingly, one can employ whichever method best suits his particular purpose - for the fine anatomy and for a study of the organs in continuo the former; for the undistorted relative positions

of the organs and for adequate views of complex parts the latter is particularly adapted.

Heretofore the investigation has been pursued almost entirely in the living animal which must be more or less compressed under the cover-glass. The considerable size and rigidity of the ventral sucker influences to a great degree the form of the compressed animal and the more pliable and delicate parts are thrown out of position and changed in apparent dimensions.

Again, the ventral sucker and the entirely non-transparent intestine and vitellaria either overlie or underlie the other organs. On the whole, the living *Aspidogaster* is in many respects a difficult object. One requires to make numerous preparations and may, by this means, chance to obtain the required parts free for observation. Another way is to select animals at a period just previous to their sexual maturity and by this means avoid the consequences of the yolk-glands and ducts and the sexual ducts being filled with non-transparent matter. And even with this precaution, which can only meet with limited application, there are many difficulties. A glance at a drawing of a cross section will indicate how incomplete must be our view when the worm is compressed from side to side and its organs pressed into one another in order to make it thin enough for use under high powers of the microscope.

In mounting the living animal, it was enclosed in a drop of Anodon-blood, or physiological salt solution under a cover-glass supported on wax feet. Upon waiting a little time, the worm, in its attempts to crawl, would expand its ventral sucker and straighten out. Then, by sucking out a little of the fluid with blotting-paper, the cover was gradually lowered until the desired compression was reached. After this the cover was surrounded with a ring of wax. This is easily done by lighting a wax taper, holding it horizontally to allow the wick to become saturated with melted wax, and then blowing out the flame and drawing the end of the wick along the edges of the cover-slip. In this state the animal will live for hours — the length of time depending upon the degree of compression, kind of fluid used, health of the animal etc., and the slide can be moved about under the oil-immersion lens without fear of destroying the preparation. This admirable method is the one used with great success by Dr. Looss.

In killing, hardening, and staining, I made use of numerous

combinations; but the best results were obtained from FLEMMING'S fluid, HERMANN'S fluid, GILSON'S fluid, and a saturated alcoholic sublimate solution. The rest of the process was in short: wash; slowly dehydrate in successive strengths of alcohol; gradually change from absolute alcohol, by adding, at short intervals, in a small bottle, drop by drop of pure benzole; then in pure benzole; benzole-paraffin; paraffin; section; stain on the slide in borax-carmines or haematoxylin; mount in Canada-balsam.

### External characters.

The adult *Aspidogaster* is about 3 mm long and 1 mm broad, but may be found much smaller than this and yet distended with eggs and yolk. It is not flattened dorso-ventrally as so many Trematodes are. When at rest in its normal position and most symmetrical form it is somewhat anvil-shaped (Fig. 8) being supported by an expanded ventral portion or "foot", above which is the cylindrical body portion narrowing posteriorly into a rounded conical form, and tapering anteriorly into the forwardly projecting neck. In front are two projections (Fig. 3): the flattened end of the ventral foot; and the cylindrical neck, terminated by a trumpet-shaped mouth opening. Between the two, and extending backwards into the body, is a depression which I shall for convenience call the cervico-pedal pit (Fig. 3, 7). Behind, the foot with its underlying ventral sucker forms a much closer union with the body, so that, here, there is seldom to be seen any cleft separating ventral and dorsal portions.

While the animal lives, it assumes this regular form for only short periods. It is much more likely to exhibit an unlimited number of changes in appearance, during which one or other of these parts is contracted or extended, folded, wrinkled, contorted, or otherwise modified in shape. The mouth end may protrude far beyond the anterior end of the foot, sweep round in a circle as if feeling, turn far back alongside of the body, or withdraw until it can not be recognized. Frequently, too, it loses its funnel form and thickens into an upper and a lower lip with the side-walls connecting these thinned out so as to be much less visible. In a drop of water on a slide or in a watch glass, the animal often fixes its ventral sucker to the glass and then draws back its body and turns its neck to one side so as to show at least half of the foot from above. A favorite movement seems to be to intrude the anterior end of the foot into its broad trumpet mouth-opening, as if pressing something down its

throat. The ventral sucker may widen out past the sides of the body, and then (Fig. 7) the lower half of the body walls — that portion which belongs to the foot — slants outwards and downwards like the buttresses of a building, and carries on its surface a series of ridges inclined downwards, outwards and backwards. The posterior end of the body possesses much less capacity to vary its form than the anterior. From being bluntly rounded, however, it may project to a considerable extent past the end of the ventral sucker; and then, this projected part, by taking different angles to the rest of the body, sometimes resembles the neck. At its end is also to be seen an indentation (Fig. 23) caused by the pulling forwards of the large ventral excretory vessels. At the bottom of this pit are the two excretory pores, which come to the surface as the projected end is withdrawn. It may be expected that, in fixed animals, much variation in form, as well as in displacements of internal organs, will occur. They all live and move after coming into contact with the killing fluid. Different reagents permit different lengths of time to elapse before the animal is killed and fixed all the way through. My most normally shaped animals were obtained by pouring hot GILSON's fluid onto them in a few drops of water in a watch glass. Under this treatment they seemed to just have time enough to stretch out, when they were fixed. FLEMMING's fluid kills slowly and of course from the outside inwards, and the worms are generally much twisted.

From these considerations, it seems to me that we cannot regard the *Aspidogaster limacoides* of DIESING as a distinct species upon the ground of the characters as given by DIESING and later by VOELTZKOW. Among them is not a single character that can not be accounted for as being occasioned through the method of killing and the consequent conditions of contraction. All these variations have come before me in *A. conchicola*. That *A. limacoides* was found in the intestine of a fish may be some reason for suspecting a new species; but, at the same time, if the young of *A. conchicola* can live in the intestine of the clam, they may also be able to live, for a time, in the intestine of a fish, which has taken them up with its food. I do not say that it is not another species, but that the characters, as given, are too indefinite.

### General internal structure.

The wide mouth-opening narrows backwards in a funnel form, to the closed muscular pharynx, which is succeeded by an intestine in

the form of a large sack extending through the centre of the upper portion of the body and ending blindly at about the middle of the posterior third of the animal.

At first the indentation between neck and foot is but a transverse slit (Fig. 7) but as it deepens it narrows into a pit — the cervico-pedal pit — of which the boundary walls are: above, the ventral wall of the neck; below, the dorsal wall of the anterior projection of the foot; at the sides, muscular walls connecting these two. Continuous with the inferior wall of the neck, passes backwards, through the animal, a broad, horizontal, muscular partition, the diaphragm (Fig. 3, 7, 2, 11, 12), or septum, which is concave above, joins the side walls of the body, and extends to the distal end of the intestine. This divides the worm into an upper and a lower division which are continuous with one another round the posterior end of the intestine. In the supra-septal portion, on each side, between the intestine and the body walls, are the vitellaria (Fig. 11, 12); and anteriorly, converging towards the middle line, are the end-organs (Fig. 16, 9, 3, 2, 7) of the genital system, opening, by means of a common genital pore, into the cervico-pedal pit. In the infra-septal portion are situated: more anteriorly, the ovary (Fig. 3, 11, 12, 16), with the oviduct passing backwards round the end of the septum and intestine and then forwards to the porus genitalis; more posteriorly, but still near the centre of the animal, the testis, with its much shorter conducting tube passing upwards and forwards through the diaphragm to meet with the corresponding female organ at the genital sinus.

These organs, with their accessory parts, all lie suspended in a parenchyma tissue (Fig. 1, 2, 7) which fills the space between them and the outer integument of the worm, and which also carries nerves and excretory tubules.

Below the infra-septal portion, and separated from it by a limiting membrane, is the ventral sucker (Fig. 3, 7, 2, 11, 12, 13) composed of four longitudinal rows of ventrally hollowed quadrangular fields. Infra-septal portion and sucking disk form the foot.

From these general views I shall now turn to a description of the organs in detail.

### Integumentary system.

**Cuticle.** Investing membrane. Everywhere the surface of the body is covered with a thin cuticle (Fig. 1, 7) which is also continued into the external openings of inner organs. It is reflected

onto the walls of the mouth cavity, through the pharynx, and for a distance into the intestine (Fig. 1). The cervico-pedal pit and the genital sinus are lined with cuticle and it extends for a short space into the excretory pores and so-called sense organs.

The thickness of the cuticle varies on different parts of the body. Over the ventral sucker it is much thinner than elsewhere, and in various places e. g. between the edge of the sucker and the side walls of the foot it levels over small depressions giving thick and thin places side by side. Round the body and especially the neck it may form broad circular bands, and ranging obliquely down the side walls of the foot are thickened ridges. It measures in the living animal about 8  $\mu$ , in sections about 7  $\mu$ . It always shows a thin surface layer (Fig. 21 *c'*) of denser consistence and more homogeneous structure than the thick underlying layer. VOELTZKOW<sup>1)</sup> calls the upper layer cuticula and the lower subcuticula or matrix. In examples where methylen-blue has taken effect the inner layer is interspersed with small deeply stained dots. These are called by ZACHARIAS chromatophil-granules. Occasionally I have noticed, in living animals, round the margins of the mouth and ventral sucker, bulgings on the surface of the cuticle corresponding to elliptical-shaped refringent bodies lying in the cuticle itself. These I have taken for secretion globules stopped up in the cuticle, but in the embryo I have also seen similar structures which gave me the impression of sensory cells. Two papillae are especially prominent on the front border of the posterior sucker of the embryo. These, I am satisfied, are not of the same nature for they can move sideways and withdraw. Later, in post-ovic development I have noticed a row of blunt, conical projections round the edge of the forwardly lengthening sucker. Here and there are also to be seen openings of the skin glands through the cuticle. Under abnormal conditions, more especially when subjected to pressure, the cuticle develops little bladder like expansions which rapidly increase in number and size till they burst through the surface. When, as now and again happens in portions of sections, the cuticle becomes loosened away from the underlying parts, there is left intact a dense, deeply-staining line (Fig. 21 *IL*) bounding the outer muscle-layer of the body. This is always to be seen in sections and has been taken for a part of the cuticle or for a definite inter-

1) The reference is always to that work of an author mentioned in the list.

mediary layer between cuticle and external muscle-sheath. It certainly belongs to the underlying parts and apparently gives insertion to numerous muscle fibres.

**Subcuticular muscle sheath.** These strata of muscles vary considerably in different regions of the surface, but nowhere do they acquire so much importance in *Aspidogaster* as in many other Trematodes. This is, doubtless, to some extent, due to the presence, in the former, of a powerful muscular diaphragm.

In sections that fall through the pharynx can be distinguished in the peripheral musculature a layer of circular fibres lying close under the boundary between cuticle and parenchyma. Following this is a layer of hollow longitudinal muscle fibres of greater size and underneath these two sets of diagonal fibres crossing one another at varying angles. In this district, too, are inner circular fibres, which occur only here and there, and form one or two discontinuous layers shading into the diagonal muscles. Anteriorly, between neck and foot, as well as at the sides of the body, the longitudinal and diagonal muscles are for the most part reflected onto the septum (Fig. 21). Consequently, the peripheral musculature of the foot presents a marked difference from that of the supra-septal body. The outer circular fibres appear to be the only ones common to the whole surface. In sections one finds other fibres near the cuticle but it must be remembered that parenchyma-muscles come to the surface to find insertion.

In specimens that have lived for about forty-eight hours in methylen-blue the outer musculature can be conveniently studied. The animals are likely to be lacking in transparency but towards the posterior end where there are fewer organs the muscles are plainly exposed. The circular fibres generally appear in pairs separated by a space, the longitudinal radiate outwards and forwards from the excretory pores, and the diagonal fibres do not preserve a constancy of direction. All increase in number and closeness of position as we follow them towards the anterior end.

### **Parenchymatous system.**

**Parenchyma.** Directly under the subcuticular system of muscles is found a mass of cells hitherto not observed in *Aspidogaster*, but frequently described under various designations in other genera. There seems to be considerable difference of opinion as to the exact position and nature of this layer of cells. Some authors speak as if it were

between cuticle and peripheral muscles, or between the different layers of these muscles. It no doubt presents differences of character and relations in different species. It is the layer variously named: Subcuticularschicht, Drüsenschicht, kleinkernige Zellen, chromatophile Zellen, Matrixzellen, Subcuticulardrüsen, Körnerschicht, Subcuticularzellen, chromatophile Subcuticularzellen, Ektoparenchym, die periphere Schicht des Körperparenchyms etc. each designation probably being understood by its author to include or exclude elements which in another species can or can not be found or is differently interpreted.

In well stained preparations under a low power it immediately catches the observation as a more deeply colored aggregate of small, nucleated, protoplasmic cells (Fig. 1, 2, 7, 21, 19) between the subcuticular muscle-layers and the pale vacant parenchyma. On close observation, however, and with high powers, it is not easy to prove its cellular constitution — presenting, as it does more generally, the appearance of nests of nuclei lying in a common mass of protoplasm, or in a single large cell. The nuclei are large with large nucleoli, and are grouped, two or three layers deep, sometimes in a continuous ring, or often broken into separate bunches which may be connected by a string of single nuclei. The cell protoplasm is present in such a limited quantity and its periphery so delicate that it is only rarely one finds the complete cell distinctly presented to the eye. Along the side walls of the foot the occurrence of nests of large, clear nuclei enclosing spherical nucleoli is characteristic.

In living animals, under the oil-immersion lens, these cells appear exactly like the cells of the embryo (Urparenchymzellen, Meristemzellen). Focussing very slowly and carefully from the surface downwards these primitive parenchyma cells (Fig. 31a) come into view, and, after being acquainted with their structure and distribution in sections, they are here best studied. In the smallest of them there is a scarcely visible layer of hyaline protoplasm uniformly distributed round the nucleus. Larger cells show often a bulging of the protoplasm to one side from the nucleus, and in still larger I have often observed a lengthening into a point. In methylen-blue preparations, also, some of the subcuticular cells showed a small, narrowing, straight, or curved extension, in form like minute unicellular glands. I have not been able to pursue these processes into ducts, and they do not always point towards the surface. Moreover the cells themselves do

not look like glandular cells. Nevertheless it is quite possible that some of these cells metamorphose into glands.

From the study especially of surface sections, where a number of these nests of cells can be seen in relation to one another, it was suggested to me that they might be centres of cell reproduction, or, at any rate, represented a district of retarded differentiation. The latter case would presuppose the formation of the total number of cells before the division of labor came into play; or, in other words there would be in the growth of the animal a period of cell-reproduction and then a period of cell-differentiation. That this is not true scarcely requires proof, but a comparison of sections through developing animals of different ages leaves it beyond question. In a section of the embryo through the pharynx I could count: in the pharynx 12 to 15 nuclei, outside of the pharynx 40 to 50 nuclei; while to count the nuclei that appear under the same conditions in a section of the adult is no easy task. The pharynx alone in such a case shows by focussing up and down about 80 nuclei belonging to the still remaining cells.

But in the adult animal evidence is not lacking. Horizontal sections through the posterior end e. g. show admirably how the peripheral parenchym-cells gradually pass over into the ordinary body-parenchyma (endoparenchyma). In some preparations are exhibited even early stages of vacuolation and increase of size forming transitional stages to the underlying tissue. In this region, where there are no organs in immediate proximity, and which is likewise tolerably free from parenchyma-muscles, the ground tissue has so far retained its original cellular character that almost every cell contains a centrally situated nucleus and a flakey protoplasm. The cell-boundaries, too, increase in size and lose their regular, compact form as we pass inwards. Deeper and further forwards, however, bordering on the intestine and genital organs the structure is different. In this region is found the great mass of locomotory muscles, and here, too, the different parts of the body are much more extensively and energetically changed in positions. Corresponding with this, one finds a greater plasticity of the ground tissue, and a greater variation in the contour of its cells depending upon the direction and state of contraction of the neighboring muscles. The cells also lose their cellular character to a great degree. The nucleus is generally absent, the protoplasm forms a reticulum with larger spaces

and finer bands, the cell-boundaries become stretched and thin, and even, in places, unrecognizable.

Immediately round the included organs the parenchyma comes to be much compressed and passes, often, into a more fibrous structure; e. g. where the uterus folds back and forth, the cells are lengthened in the same direction and compressed between its neighboring parts. Anywhere in the body-parenchyma may be found, here and there, protoplasmic cells, sometimes in strings passing outwards, that have not undergone the same rapid change as the bladder-parenchyma surrounding them.

In the penis-sack the parenchyma is composed of much smaller cells than in the body; while in the ventral sucker, and round the mouth it retains more of its embryonic nature.

Reference will have to be made to the parenchyma in describing numerous other organs, but one point belongs here which, as yet, has received little attention. If the so-called subcuticular cells form the chief centre of growth of the animal, then, as they are situated inside the muscle layers, what is the nature of the elements lying between the muscle layers, and between the fibres themselves, forming the filling tissue between cuticle and subcuticular cells? If this is also subcuticula cells then we shall have to distinguish different kinds of these cells. These elements are in *Aspidogaster* extremely small and indefinite but in some places it seemed evident that there were parenchyma cells present similar to those on the inner side of the subcuticular layer or probably more nearly similar to those compressed cells that bound the organs. Should this be found true, then the term "subcuticular cells" is misleading as characterizing a layer of cells lying at some distance from the organ which gives them their distinctive name. The same is true of some of the other terms enumerated at the beginning of this section. Some of these terms (kleinkernige Zellen, chromatophile Zellen, Matrixzellen, Körnerschicht), however, if suggested to their authors by the same histological characteristics which have come before me, and to some extent warranted their application, are also suggestive of the probability that those authors had before them cells retaining the power of division. Some have spoken more definitely for this view e. g. LEUCKART, in several places (*Parasiten des Menschen*, Lief. 4, 1889, p. 188, 414), compares these cells in *Dist. hepaticum* and *Dist. pulmonale* with parenchyma cells of *Cercariae* and describes them as elements "die ihre Entwicklungsgeschichte noch nicht abgeschlossen haben". LOOSS (*Zur Frage*

nach der Natur des Körperparenchyms, p. 28—29), from a study of the growth and transformation of Cercariae, writes with decision: "Es repräsentirt meiner Ansicht nach das Material, aus welchem durch Vermehrung und Bildung neuer Elemente, welche sich später in Parenchymzellen umwandeln, eine Vergrößerung des Körpers ermöglicht wird."

Through many different stages of development of *Aspidogaster* from the embryo upwards I had followed these cells and had already reached the same conclusion before being aware of the above quoted statements referring to allied forms. That this is the zone where growth and differentiation in the animal begin, I am satisfied. But that the most prominent elements in this region — those hitherto described as subcuticular cells etc. — are the actively dividing elements, or, whether these are already stages in the differentiation to other forms, I am not so sure. The latter seems very probable, for, from their differences of size and shape, the swollen appearance of their nuclei, the presence of a single sphere of paranuclein like those of the inactive parenchyma cells, they bear resemblances to other cells that we know to have become specialized for other purposes than that of reproduction. Besides, between these nests of cells and the muscle layers I have often seen smaller nuclei (Fig. 21 *K*) with dispersed, granular chromatin, that possess a greater affinity for stains. I have not been able to distinguish cell boundaries for these nuclei that lie crowded together between the larger and more evident elements. These appear to me to be the active, reproducing cells from which modification takes place in two directions — those elements towards the cuticle remaining mostly small and indefinite while those towards the centre of the animal increase rapidly in size and transform into parenchyma cells, glands etc.

1) Since the completion of my work the publication of NICKERSON has come before me. In *Stichocotyle* he also distinguished larger and smaller nuclei, the latter of which he regards as belonging to muscle fibres. This suggested to me that possibly the small nuclei in question were the same as the small nuclei I had already described in *Aspidogaster* and regarded as belonging to the actively dividing subcuticular cells of the region of growth. When studying this question, before I had reached the above stated conclusion, the same thought as expressed by NICKERSON had already occurred to me and been discarded. However finding it in print caused me once more to return to my sections for more definite data. The small nuclei as described by NICKERSON are not the small nuclei that I refer to. His description tallies with what

**Diaphragm, septum.** The peripheral muscle-sheath I have already described. Also, that its two inner layers are reflected inwards to form the diaphragm, for, as is well seen in sagittal sections, the lower, longitudinal fibres of the septum are in continuity with the longitudinal layer of the neck, and in like manner, the upper transverse septal muscles pass over in the same layer with the inner, diagonal muscle-layer of the neck. As the supra-septal part of the body is a direct continuation of the neck, it might appear possible to consider the outer muscle layer and cuticle as having left the ventral wall of the body and become reflected over the foot *pari passu* with the forward growth of the sucker from the posterior end. The origin of the septum, however, as will be shown later, does not sanction this view. The septum (Fig. 3, 2, 7, 9, 19, 21) is composed of an upper layer of transverse and a lower layer of longitudinal fibres. In transverse sections the lower fibres are exceedingly plain, standing out free from each other. When the animal is expanded laterally they are at a greater distance apart and in a single row, but in cases of compression from side to side they are crowded together, especially towards the centre, and may appear as two rows. They are of great length, and nowhere else in the animal is such a diameter reached. Their course is not always in a straight line, but often they make slow, rounded curves, when not in tension, and seem to give off branches — generally considerably smaller than the main fibre — which run at acute angles and join the neighboring fibres. In forming such a conclusion one needs to be very careful, for often,

I have also described as myoblasts, occurring in sections. His are only slightly smaller than the parenchyma nuclei, while mine have the following relations: large pale parenchyma nuclei 5 to 8  $\mu$ , deeply stained nucleolus 1,5  $\mu$ , nuclear membrane distinct, between membrane and spot a pale space with indistinct, irregular, minute flakes; little nuclei 2,6 to 4  $\mu$ , distinct membrane, no spot (nucleolus), whole distinctly stained red (carmine) with six or more deeper stained granules. They are commonly to be found just outside the more evident subcuticular cells, but occur also between the groups of those cells in places where no muscles are to be found, here and there in the parenchyma with no muscle fibre in connection. Also in groups in the corner between sucker and side wall of foot which is devoid of muscles. Also numerous among the nuclei of the sucker where there are plainly transitional stages in size, staining and chromatin. The myoblasts show a uniformly stained layer of protoplasm round their nuclei, but that is not recognizable in these small cells.

two fibres run together for a piece and then separate giving this appearance. Also it is sometimes possible to follow the one muscle past the other on both sides. But after considering these cases and also after taking into account the thicknesses of the main and the branch fibres I feel quite sure that there are real branchings.

In sections, of course, the horizontal are the only ones that for this purpose are of value and of them it is only possible on account of the curving form of the septum to get small surfaces visible at once. Once I had an exceedingly good preparation of the living animal with the ventral disk cut away. In this the large septal muscles stood out so distinctly from all others as to surprise me when I came upon them. They put me in mind of serpents, distended, coiled over each other, bent, or intertwined so as to defy my following their course. At that time I did not know enough to look for branchings, and trials to get as favorable a preparation, in the same way, have failed. On some of these fibres I have found myoblasts.

The transverse fibres are far smaller and generally so closely packed together as to form a membrane. They do not run entirely parallel, some crossing at a small angle. At the posterior end of the septum its fibres disperse along the walls of the parenchyma cells.

The diaphragma functions as a huge muscle that can work in either a longitudinal or a transverse direction, and also serves to support the heavy copulatory organs, vitellaria, and intestine, and to give insertion to many parenchyma-muscles both dorsal and ventral to it. The importance of this organ, stretching through the centre of the body, as a means of locomotion, and especially of locomotion under difficulties of considerable pressure, will be evident.

**Parenchyma muscles.** Dorso-ventral parenchyma muscles are particularly apparent at the sides of the anterior end of the pharynx. From this point backwards to the genital orifice they are well developed but more posteriorly they are much thinner and more wrested from this direction by the interposition of genital organs. In the infra-septal parenchyma, i. e. in that portion of the body or of the foot which lies more anteriorly between septum and ventral disk, are to be found also extremely thick fibres whose direction is mainly from the septum to the sucker. From the line along which septum and body walls meet are seen, in transverse sections, muscles extending ventralwards, splitting at their ends and inserting into the membrane above the ventral sucker. These do not all lie in the same plane but spread to the two rows of alveoli of the sucker belonging

to each side. In the first part of their course they may form a plate-like structure (Fig. 2, 7, 11, 12, 21 *PM*) on each side bisecting the inferior angle between septum and body wall. From sagittal sections that fall near the sides of the worm it can be seen that these extend from the anterior end of the septum, where they seem to be continuous through the septum with the longitudinal muscles of the neck, obliquely downwards and backwards, or from more posteriorly along the margins of the septum obliquely downwards and forwards to the ventral sucker. Some of these appear to originate in the layer of diagonal muscles of the supra-septal part. When the sucker is fixed the action of these muscles will throw the body backwards or forwards. Horizontal sections between ventral sucker and septum exhibit these fibres in transverse section as small, deeply stained circles filled with a less deeply colored substance (Hohlmuskeln). Across the anterior part of the section these fibres are aggregated into groups, but along the sides just inside of the subcuticular layer of cells they have a necklace-appearance (Fig. 19 *PM*) on account of the presence of a fine connecting line between successive circles of the fibres. Certain fibres having a like action come to lie in the same dorsi-ventral plane between parenchyma cells, the sectioned walls of which form the connecting line of the necklace. Other fibres are dispersed irregularly. Towards the posterior end of the animal muscle-fibres become smaller so that it is often impossible to distinguish them from the walls of parenchyma cells.

In living animals I have tried to make out the histological structure of muscles (Fig. 26). I have found many with distinct smooth surfaces, showing a longitudinal fibrillar structure, towards the ends resolving into their individual fibrillae which inserted into the deep staining layer between cuticle and circular muscles. The end twigs show no fibrillar structure. Myoblasts are also present and in fact two sizes of them, or it may be, the few large ones I saw were only exceptional cases. To be sure that these belonged to the muscle-fibres I induced motion, or waited till the animal moved itself, when it was clear that the cell clung to the fibre and followed in its motion. These I have also found in sections even where the fibre showed a considerable length on either side of the myoblast. Most of those found in sections were in the dorsal parenchyma muscles, but some were also in the septum, and belonging to the infra-septal parenchyma muscles.

In animals that had lain for about 36 hours in a 1 % solution

of methylen-blue, or better still in Anodon blood with a very little methylen-blue stirred into it, I have had very fine stains — chiefly in the posterior end. The largest and clearest belonged to the dorsio-ventral parenchyma muscles, but sometimes I have had preparations that showed, nearer the surface, by weaker magnification, numerous blue dots, apparently the myoblasts of the outer muscle fibres. Along a muscle fibre may also be found deeper staining swellings that always lie with their long axis in the same direction with the fibre and are, in fact, in the fibre itself. These often show a slight transverse lineation and represent contraction-centres. ZACHARIAS has reproduced these in his drawings but not mentioned them in the text.

### Ventral disk.

The infra-septal portion of the body is underlaid with the ventral sucker apparatus (Fig. 3, 7, 2, 11, 12). The two, as I have already mentioned, are in their functions so intimately related and can together so far separate from the upper body parts that I have used for them the term 'foot'. Their combined function is one for attachment and locomotion. The infra- and supra-septal body parts are not, on account of the close association of the former with the ventral sucker, to be considered in any sense as distinctly different. They are only partially separated by an advantageously interposed organ which, in young animals, is absent, and which always leaves a direct connection of the two in the posterior undifferentiated end of the animal. Above I have indicated the most apparent muscles connecting sucker and body. Here I shall point out the chief things in the structure of the sucker itself which, beyond the general external form, has for *Aspidogaster* not yet been done.

Viewed from below it appears as an ovate, fenestrated disk (Fig. 13) with crenated borders. Connecting opposite indentations of the borders are a series of transverse ridges which are intersected at their middle points by a central longitudinal ridge which latter however does not pass at either end beyond the first or the last transverse ridge. On each side of this median ridge and approximately midway between it and the margin of the disk stretches in like manner a lateral ridge. These two lateral ridges end in the same way as the median but at the middle points of each half of the second transverse ridge in front and the second last transverse ridge behind. The longitudinal and transverse ridges with the raised thickened margins of the disk divide the whole surface of the latter into a

number of oblong, square, or otherwise shaped little fields concave ventralwards (alveoli, MACDONALD; acetabula, LEIDY; quadrate fossettes, DUJARDIN). Each one of these alveoli is physiologically a sucker but morphologically only a part of a specialized posterior or ventral sucker. The number of fossettes varies with the number of transverse ridges which latter increase with the age of the animal. The embryo possesses only a single, simple posterior sucker. The greatest number of acetabula that I have counted in the adult is 118 i. e. when there would be 31 cross walls.

The sucker as a whole is sharply separated from the parenchyma of the body above by a limiting membrane (Fig. 4, 5, 6 *LM*) in which I have recognized delicate, upper horizontal and lower longitudinal fibres. This membrane dips down between the alveoli a short distance, repeating the general course of the cuticular surface below the sucker. In it are interknit the inferior ends of the infra-septal parenchyma-muscles, described above, and the upper ends of certain muscles of the sucker, later to be mentioned. The walls of the alveoli have a like structure except for unimportant differences which are occasioned by the marginal or end positions of the outer row. A single alveolus measures under ordinary conditions of contraction of the fixed animal about 0,15 mm broad (0,1 to 0,17) between the centres of two longitudinal walls, and 0,05 mm long (0,04 to 0,07), and from cuticle to limiting membrane is 0,05 mm. Each one exhibits in transverse section vertical fibres (Fig. 2, 4, 5, 6) extending between the thin cuticle below and the limiting membrane above. Frequently it can be seen that these are split at the ends. The longitudinal ridges (Fig. 2, 7 *LR*) hang down like inverted cones and extending across these are transverse muscles. Just above the cuticle and between its toothed upward projections — attachments of the vertical muscles — are shown transsected longitudinal muscles. Where a section passes through the whole length of one of the transverse ridges can be seen several rows of sectioned longitudinal fibres. A longitudinal (sagittal) section indicates the same series of muscles only that the longitudinal (Fig. 4, 5 *LF*) and transverse (Fig. 4, 5 *TF*) muscles have changed place in that now one sees the former from the side and the latter in cross section. Two rows of fibres, that separate contiguous alveoli, slant down from the point of the depression in the limiting membrane to the sides of the cross wall including between them a triangular space resting with its base on the transverse ridge. In these spaces are situated, on the margins of the sucking disk, at the ends of every

cross wall, so-called sense organs (Fig. 13, 6 *SO*). In a horizontal, surface section (Fig. 14), where only the ventrally extended longitudinal and transverse ridges or walls are sectioned, these two series of muscles take on a radial appearance with relation to each alveolus. In each alveolus lie, between the muscle fibres and aggregated into a group immediately under the limiting membrane, numerous deeply-staining nuclei (Fig. 4, 5, 6 *K*) with dispersed chromatin granules. Below these and in some cases partly mixed with them are other nuclei (Fig. 4, 5, 6 *PN*) with a single sphere (nucleolus). In sections where those in the sucker can be compared with those just outside the sucker, under the cuticle of the infraseptal body walls, it is seen that the former are generally smaller than the latter although examples can be found that are identical. The difference is no doubt due to the frequent division of the nuclei in the sucker during its rapid forward growth. The staining and chromatin also point to the same conclusion. Here, as among the subcuticular cells, are two kinds of nuclei but here the smaller nuclei are generally vastly the more numerous, while under the integument the small nuclei can be easily overlooked being crowded in among more prominent elements.

In places where the chromatophile cells are less numerous real cell-walls can be seen — the small cells to which they belong lying between the vertical muscles of the sucker. LEUCKART finds these cells also in *Dist. pulmonale* (Menschl. Parasiten, Lief. 4, p. 415, chromatophile Kernzellen). MONTICELLI finds similar cells in *Cotyllogaster*, a very close relative of *Aspidogaster*, and takes them for cutaneous glands (glandole cutanee).

In sections of the two middle rows of alveoli may be found, instead of a collection of chromatophile nuclei, a part or almost the whole of an alveolus taken up with large cells that in general appearance, stain, and structure resemble unicellular glands (Fig. 2, 5 *SG*). I shall have to deal with these more fully under the heading "Glands".

Lengthways, through the marginal alveoli, slightly inwards from their centres, runs a nerve (Fig. 4 *N*) which is continuous in front into its mate of the opposite side. From this outwards extends a branch to each sense organ. I mention this here simply to give, so far as I know, the complete anatomy of the sucker.

### Digestive system.

**Mouth funnel.** A mouth sucker as a specialized organ, distinctly limited from the adjacent parts as is the ventral sucker, is

not present in *Aspidogaster*. It is true that the anterior end may function as a sucker as when the animal cleaves to a glass slide by flattening out its trumpet-shaped mouth against the glass. That it is so used in its natural habitat I can not affirm. Young animals seem to use the mouth funnel for this purpose much more frequently than adults. In the embryo the mouth sucker is apparently as distinct a structure as the posterior sucker, and in fact VOGT mistook the posterior sucker for the head end (anterior end) of the embryo. This sharply contoured appearance of the anterior sucker is not simply external, for in longitudinal sections of the embryos the nuclei of the cells bounding the posterior limit of the head sucker are in a definite semicircular form; but there is never a limiting-membrane. The embryo moves with a looping motion and often clings to the surface of older *Aspidogasters* by its mouth.

Supported by these considerations as well as by some facts of its structure it cannot be taken far amiss if we call the anterior end a mouth sucker although we must consider it as a much less specialized organ than the mouth sucker of nearly all Trematodes. It is likely that its form in the adult has more relation to the habits of nourishment than to those of locomotion. By closing in the outer rim of the sucker a considerable quantity of fluid can be enclosed within the animal and then by a swallowing motion in the pharynx accompanied by a contraction of the mouth sucker this fluid can be forced into the intestine. Also, not seldom, the anterior end of the foot comes to take part in the procuring of nourishing material in that it makes a motion towards and across or into its mouth as if pushing something into and then closing up the mouth, somewhat as a child would hold in a big mouth-full with its hand. It is also probable that it can procure more epithelium or blood cells or even by a sucking motion rub away and collect more by such a structure than it could otherwise do. KEBER wrote in 1851 that *Aspidogaster* by sucking tears off epidermis cells.

The walls of the mouth sucker are round the margin thin, but increase in thickness as they are continued backwards until the inner surfaces meet anterior to the pharynx. Looking into the mouth opening, as the sucker is attached to a cover glass loosely suspended on wax feet, one sees how the cuticle is thrown into folds curving inwards from the rim to the narrow opening leading to the pharynx. When the animal expands the mouth cavity to its full extent of course these ridges disappear. The outer shape of the sucker (Fig. 1, 3)

also generally narrows from the rim backwards and then about the pharynx begins again to expand into the neck and body. The neck may be so extended that the pharynx is far in front of the body. As already noticed the form of the whole sucker may vary to a wonderful extent. A particular, contracted condition is produced when through muscular action, thickened upper and lower lips are formed, the side walls remaining thin.

The body-parenchyma passes continuously into that of the neck and to the edge of the sucker without any sudden change of structure but a gradual condensation of tissues. Probably the most noticeable feature in sagittal or horizontal sections is the gradual thickening of the deeply staining chromatophil layer in passing from body to neck until anterior to the pharynx is completely filled with this tissue.

The musculature shows here, in the dorsal region especially, the stratum of longitudinal fibres well developed, reaching from near the end of the upper lip back along the neck. Outside from these the not very strong circular fibres which farther back in the neck reach their greatest thickness. Below, at the outer angles of the mouth and neck strong longitudinal muscles. Inside of these the diagonal muscles which are probably better named inner circular, numerous across the outer lower corners. Characteristic for the mouth sucker are the radial muscles running from the inner cuticle, clothing the mouth cavity, in straight lines to the cuticle of the outer surface. They are best studied in longitudinal sections, or in cross sections if the state of contraction permitted the sections to fall lengthwise along the muscles. They are present as far back as to where the funnel contracts into a small tube and appear then to be continued in less numerous and more delicate strands that are not so regular in their direction.

On the inner side of the mouth funnel are reflected the muscles of the outer surface but they are not so strongly developed. Besides these there are also muscles in special relations to different organs but always in limited numbers of fibres. Where an upper lip thickening is formed can also be seen transverse fibres or even fibres crossing one another at an acute angle in the centre of the thickened part and attached at both ends to opposite parts of the mouth cuticle. These are probably part of the inner circular muscles. Then there are fibres from the mouth to the pharynx, from the sides of the pre-pharynx diagonally to the middle of the ventral surface of the neck, and also from the mouth cuticle to the outer corners of the lower lip.

Across the base of the upper lip lies the transverse neck commissure (Fig. 1, 3 *NC*) of the nervous system through the substance of which run some of the before mentioned muscle fibres. In the parenchyma of the mouth trumpet are nerves, skin glands, and fine vessels of the excretory system which latter is not known to be the case in definitely specialized suckers.

**Pharynx.** The pharynx is a distinctly bounded, very compact, muscular organ showing in longitudinal sections an elliptical form — the long diameter in the direction of the intestine — and in transverse sections (Fig. 7, 28) a greater depth than breadth. Through its centre in the long axis passes the continuation of the mouth cavity. The muscular walls of the mouth “Trichter” anteriorly as well as those of the intestine posteriorly to it do not join directly on to the inner walls of the pharynx but rather a little round from the margins of its lumen. This gives the pharynx the appearance of jutting slightly into the mouth opening or into the intestine, the former of which often takes place to one third of its length in the living animal. The cuticle follows these slight bends and just in front of the pharynx, in the small dilatation that corresponds to the prepharynx in some other genera, is broken through by the ducts of the circumpharyngeal glands. In sections through the axis of the pharynx (Fig. 1) its two halves curve slightly away from one another in the middle, and towards one another at the ends. The cuticle is very thin at the latter but thick at the former point. Each half shows also a pale border all the way round with a band of deep colored nuclei through its centre. The latter however extends to near the posterior boundary of the pharynx but falls far short of reaching the anterior end. Exceedingly thin transverse sections show the outer pale colored part to be simply muscles. Tolerably thin sections exhibit only a very dense homogeneous mass but sections of  $2\frac{1}{2}$ , 2 and  $1\ \mu$  have given more satisfactory results for this particular organ. Anteriorly the whole section is taken up with circular fibres and with radial fibres but about a quarter of the way backwards the deep colored nuclei appear in the sections and the circular muscles (Fig. 28 *ICM*, *OCM*) are crowded into an inner and an outer layer. VOELTZKOW mentions inner and outer circular muscles but he does not represent them in his drawing, and in the latter the signature for their position points only to an inner layer which is evidently nothing but the cuticle. The outer layer of circular fibres becomes very dense on the periphery and gives to the pharynx its distinctness of outline. From thin sections the nuclei in

the central portions are seen to belong to cells and in fact to bladder-like parenchyma cells. They are not nerve cells, not unicellular glands, are not in relation to the muscle fibres as myoblasts (*Bildungszellen*) for the anterior and outer fibres are certainly free from them. I have seen indications of a capacity to divide exhibited in a few nuclei — lengthening, dispersed nuclein, even two nuclei in union. In the cuticle here I have often found little hyaline bladder-like structures that in plain cases extend as projections into the space between radial muscles, thus indicating their origin. It is quite probable that, as the killing reagent would not penetrate to this part till some time after the outer parts were killed, and as the animal would contract forcibly upon the first irritation of the fluid, watery contents of the parenchyma cells were pressed outwards but stopped up in the cuticle by its outer tough layer. These bubbles do not appear in the outer cuticle of the same preparations.

**Intestine.** As to the intestine proper all essential points are described by VOELTZKOW. I will only add to the general statements elsewhere mentioned in this paper a few remarks. The cuticle (Fig. 1 *C*) extends along the walls of the intestine to a distance equal to at least half the length of the pharynx, and where it ceases the long epithelium cells begin. Along the sides just outside of this portion of the intestine are also to be found chromatophil cells which might speak much for the view of their relation to the cuticle but that they grade into cells present in a more scattered form all along the intestine and even in the parenchyma itself. Here one does not find all the elements of the subcuticular layer under the outer muscle sheath but one can trace these latter forwards along the neck, reflected onto the mouth funnel and intestine, and can not find a distinct separation line.

There is an outer circular layer of muscles and an inner longitudinal layer as mentioned by VOELTZKOW but the latter are far less prominent than are represented in his drawing, where they have equal importance with those of the septum. Since he has no nuclei represented in the long epithelium cells and that the nuclei are vastly more evident than the transverse sections of the longitudinal muscles and are mostly basally situated it would appear as if he had mistaken the former for the latter. These fibres in section are more nearly to be compared in size with the nucleoli of the epithelium nuclei. Longitudinal sections show the circular fibres in section. Contraction of these can produce a peristaltic motion of the intestine with considerable

change of position of the long epithelium cells. Osmic acid fluids leave the large globules in the free ends of these latter black which, however, changes when mounted. This may also be taken to indicate their fatty nature.

### Glands.

**Skin glands.** The observer soon recognizes in living *Aspidogasters* beautifully glistening outstretched tubes filled with a granular refracting mass. In shape (Fig. 20) they may vary widely, being sometimes short and flask-shaped or more or less curved and like a retort with long neck and large bulb. Sometimes they are exceedingly long and regular, or irregularly thickened, beaded, or wavy. The motions of the animal under pressure greatly modify the shape of these structures and often for some distance they can not be traced until a change in position again permits their granular contents to flow into the constricted parts.

These are the skin glands and are unicellular. They possess each a nucleus but it can not always be seen on account of the non-transparency of their contents. It is situated in the bulb of the simplest forms and in one of the thickenings of the beaded forms, generally towards the free end, and frequently also pressed to one side, as I have found in sections. I have many a time traced them to their openings through the cuticle which make little depressions from the outside. As indicated above, this is only satisfactorily done where the neck is distended with secretion. Shortly after the animal is mounted this is frequently the case and even large drops of the secretion are found outside of the cuticle at the mouth of the gland. The shining particles of the secretion itself present a lively protoplasmic motion and soon the whole mass is disintegrated and dispersed.

In describing the cuticle I have already mentioned globular or elliptical structures of homogeneous appearance bulging out the cuticular surface. These I am satisfied are only globules of secretion stopped in the ends of the ducts of skin glands. I have, by taking account of their shape, position, staining, structure and distribution, and by comparison with sections that fall through the ducts lengthwise, been able to satisfactorily account for their presence. I am not sure that the skin glands possess a permanent opening through the cuticle. It seems probable that in many cases, during a temporary cessation of function on the part of certain glands, or after a discharge of their secretion, a sufficient space of time may elapse for

the cuticle to close over the mouth again or for an additional layer of cuticular substance to be formed. At any rate during the growth of the animal there are continually new glands being formed and these must first fill with secretion and exert sufficient pressure to break through the already formed cuticle. In all these cases one can readily see that a drop may be held between the outer denser layer of cuticle and the skin musculature through which the duct must pass.

As to the distribution of these glands *Aspidogaster* forms no exception to the generally occurring conditions. In the mouth trumpet and neck they are most numerous, where the great majority of their outwardly conducting tubes run forwards and open on, or in proximity to, the rim of the mouth. Numbers, however, open on the surface, generally on the ventral and lateral walls of the neck as far back as to the genital opening. In exceptional cases I have seen them uniformly distributed all along the sides and back of the animal right back to the posterior end.

ZACHARIAS describes "einzellige Schleimdrüsen" and immediately afterwards speaks of one of them as two "zusammenhängende Zellen" in one of which he figures a nucleus. At the beginning too he says: "mit Sicherheit unterschied ich zahlreiche, blass-blau gefärbte Drüsenzellen", but at the end of his description of these particular glands he speaks of them as "hypothetische Drüsenorgane". He did not follow them to their external openings. Another kind of glands composed of "zusammenhängenden und unter einander anastomosirenden Zellen" with nucleus and duct which he traced to the cuticle he also describes. This network of "einzelligen Drüsen" he found distributed over the "gesamnte Körperoberfläche" but most numerous in the neck. It is not my intention to explain how the numerous errors of observation found in the literature of *Aspidogaster* have arisen. That could hardly be counted of scientific importance. Patience and repeated search in numerous preparations is the best guard against mistakes. I have, also, often seen cases where two glands seemed to join, or where a gland appeared to branch; when, upon inducing a change of position, it would be seen that where a duct was apparently wanting it would be found covered by another gland, or by other means rendered invisible.

An especial group — circum-pharyngeal glands (Fig. 1, 7 PG) — lies round the pharynx on all sides and either closely applied to its walls or many of their blind, expanded, free ends

extending into the parenchyma in a direction slanting backwards and outwards towards the surface. Some of these stretch to a greater distance than others and have consequently long discharging ducts all of which however lie parallel and closely packed together and open into the mouth funnel just in front of the pharynx (prepharynx).

VOELTZKOW has given a fairly accurate drawing of these glands which he names "Speicheldrüsen" taking them to be analogous to glands of this designation in other genera, but which open into the intestine posterior to the pharynx.

In the parenchyma of the foot occur also similar glands (Fig. 2, 7 G) — foot glands, infraseptal glands. They are seen to advantage when the worms are cleaving to a watch glass or object glass uncovered, or under a loosely applied glass slip supported on wax feet. Very often one can be found with ventral sucker pressed tightly on the glass and spread out past the sides of its body and far in front. Also where the worm is fastened on coverslip instead of object glass, or when it is found swimming on the surface of the fluid — in both cases with sucker upwards — advantage may be taken to observe the natural position of these glands. They are tubes of various lengths lying in the infra-septal parenchyma entirely above the limiting membrane of the ventral sucker. The course of those lying most anteriorly is pretty nearly straight towards the front end of the foot, while those belonging to the sides extend forwards, outwards and downwards. Often they are arranged in little groups of two, three or several together and all of one group having the same course, but they may be more or less bent to and from one another. In order to trace them to their termini and to see their structure more clearly one must of course use high powers which also occasions the compressing of the animal to make it thin enough. To gain this advantage one loses that of seeing the glands in their natural position. The foot comes to be compressed under other parts of the body which must be shoved over to one side. It is not often that the animal is found symmetrically compressed dorso-ventrally, and when it is so obtained it is still too thick to be of much advantage. I have in some preparations found regularly occurring cloudy patches of secretion substance which had been squeezed out of these glands. These were distributed at intervals along the side of the sucker and indicated where the mouths of these groups of glands were to be found. In living animals as well as from sections I have satisfied myself that they open pretty generally near the line where the limiting membrane

of the sucker joins the integument. They do not penetrate the sucker itself but pass through the cuticle of the sides and front of the foot, just above the margin of the ventral disk. I have sections, however, showing considerable lengths of glands intact and reaching the surface half way between sucker and septum. These glands possess a nucleus and agree in every way as to relations, apparent structure, character of secretion etc. with those in the mouth sucker, neck and round the pharynx.

VOELTZKOW finds these "überall in der ganzen Haut, besonders in der Nähe des Mundnapfes, in der Saugscheibe und dem Septum entlang". That they are all to be classed together (head-, circumpharyngeal- and foot-glands) as skin glands I have already indicated. That, generally, they are not everywhere uniformly distributed I have also mentioned. That VOELTZKOW took them to be present in the sucker is not to be wondered at when we contemplate that he did not direct special attention to the structure and relations of this organ. And that they are situated along the septum seems, in compressed animals, and until one has given the closest attention, to be the real state of affairs. Very often one gets the appearance as if there were a couple of rows of these glands, in pairs, at regular intervals, along the side of the body, about midway between the opposite margins of the compressed animal, and continuing back from the cervico-pedal pit. This is, however, only on account of the glands along the under and upper borders of the sucker (Fig. 13 *G*), under strong compression, appearing in the same field of view.

Slime glands. VOELTZKOW describes a third kind of glands: "In der Bauchscheibe liegen ausserdem noch drüsenartige, breite, flachgedrückte Gebilde etc." For a good while these structures escaped me. I could neither find them in sections nor in the living animal. Finally, however, paying special attention to this one point I discovered the cause of their non-appearance, which will be made clear from what follows.

Looking down onto the foot when the body and neck are drawn back, with not too high a power, can often be seen, seemingly between the large excretory vessels, the darker, more compact, indefinitely shaped structures in question. When the worm is suspended on the surface of the fluid in a watch glass, and of course with its sucker turned upwards, these glands can probably be seen to more advantage. In some animals even under the best conditions they do not stand out distinct from the other tissues, and in an animal capable of free

motion they may change greatly in appearance and visibility due to the contracted or expanded condition of the sucker. If the worm is cleaving to the cover glass of a preparation, under slight compression, the border alveoli of the sucker may creep outwards so as to leave the whole foot flattened out and very thin. Then these glands, by their contents and greater density than the surrounding parts come best into view. Such a preparation may have part of the fluid sucked out by blotting paper allowing the cover glass to sink till the worm is compressed and fastened, and then by surrounding the cover slip with a layer of wax it is fixed to the slide so as to permit use of the oil immersion. In this way these glands may be found to lie in the two middle rows of alveoli of the sucker and so appear to be between the large excretory tubes when, under low powers, one can not judge of perpendicular distance. They do not extend to the anterior border of the sucker but only to about the level of the fifth marginal sense organ. VOELTZKOW's statement that they lie only anterior to the ovary is not quite correct. It is true that they are much more evident here and seem often to pass rather suddenly out of view in the region of the genital glands. Posterior to this is a much more unfavorable district to study on account of the impossibility of getting the body pushed to one side; but it can still be found that they are present although in a less developed degree — smaller cells, more scattered groups — posterior to the testis. In the living animal so prepared the cells are pressed over and into one another so as to make it impossible to follow their outlines clearly or to find unmistakable ducts. Often the glands run out a little towards the margins of the sucker in somewhat pointed projections corresponding to the positions of the sense organs. In several preparations made as I have described, when the slide was so turned under the microscope that the anterior end of the *Aspidogaster* was directed away from me, I have found, on the right hand side, two successive projections forming continuous strings running directly to the fifth and sixth sense organs. That there are corresponding connections with all the rest of the marginal organs, and that those I saw are only by chance more evident than the rest, I can not at present decide. These strings gave me the impression of bundles of several tubes somewhat closely connected or wound together and containing finely granular contents.

In some of my preparations of sections these glands can not at all be recognized, while in others when one has once become suspicious

of their whereabouts they can be found. Sublimate-haematoxylin, and picro-acetic acid with picro-carmin, have given preparations where they are quite plain. They lie directly under the limiting membrane of the sucker as large, distended, granular cells (Fig. 2, 7, 5 *SG*), each with a nucleus. They occupy the position in the two central rows of alveoli that is otherwise taken up by the crowds of sub-cuticular-like cells. Where the glands do not occupy the whole space but lie in groups and form projections the above named cells lie between the projections or groups. These glands do not fall into the same category as those described above (skin-glands etc.).

ZACHARIAS takes it that the glands in question are the same that he describes as anastomosing unicellular glands close under the skin and which as I have already shown are nothing else than the ordinary skin glands. It is evident that ZACHARIAS found nothing agreeing with VOELTZKOW's description.

That these are all true glands and not at all to be designated with the epithet "hypothetische Drüsenorgane" I am certain but I am far from being certain of their function. I have before mentioned that their secretion may be seen in the form of drops extruded through the cuticula and hanging at the mouths of the glands. So far as I can see it is possible for this to be made use of in one of three ways: 1) stimulation of the surface of the host upon which the parasite is found to the exudation of juices that can serve as nourishment, 2) as an assistance to the suckers in performing their function of cleaving, and 3) as protection for the surface of the animal against the injurious action of water or animal fluids. In judging of the probability of any one of these possibilities we must take into account the localization of the glands. As they do not occur at least to any great number along the back and sides down to the septum and in the posterior end the third proposition would seem to be shut out. That the drops of secretion are soon disintegrated by the action of water might be further proof although that does not prove that the secretion would suffer a like decomposition under the action of blood etc. Moreover it is the evident purpose of the cuticle to perform this work. As to the second proposition we should expect the glands to open onto the cleaving surfaces of the suckers. While the circum-pharyngeal glands open in a favorable position, and some of the head-glands also -- round the border of the mouth funnel -- the majority of these are distributed on the surface of the neck where they can have no such action. The same may be said of the foot glands which

as will be remembered discharge their contents round the borders of the foot but above the ventral disk. The first of the three above mentioned possible functions appears to be the only rational one. From this point of view it is clear why there is such an aggregation of these organs towards the anterior end either in the mouth sucker or in the neck. The mouths of the circum-pharyngeal glands are advantageously placed for the immediate application of an irritating fluid to a tear or bruise brought about by the friction of the mouth sucker or a pinch produced by the protrusible anterior end of the pharynx. That these are salivary glands is not impossible but their similarity of structure and contents to the others leave it doubtful, and besides that conception would also implicate the notion of a solid food which is also probable but not proved. On account of the structure of the intestinal epithelium it is next to impossible to recognize food particles in the lumen of the intestine even if they are present. The long, finger-like epithelial cells dipping into and bathed by the fluid contents of the intestine supply an immense surface for osmotic intercourse with the inner parenchyma of the animal. This great surface would seem to point to the necessity for a great quantity of fluid diffusion, and this to the conclusion that the fluid is more or less poor in dissolved food ingredients, and this poverty again might exclude the use of solid food, upon which hangs the necessity for salivary glands.

Again, if the animal rubs off surface cells and produces raw inflamed patches on its host, this would, especially where many parasites are present, be most likely to disturb the health of the host. I have very frequently, and always, so far as I can recollect, where a number of *Aspidogasters* was present, observed a languid, unhealthy behaviour on the part of *Anodons* associated with a yellowish, litharge-like coloration of the foot, mantle, etc. and a shrunken, starved appearance of the whole mussel. That this was due to the parasites I can not affirm, but at any rate it is worth keeping in mind for future observation. Also whether the sickness were brought about by inflamed surfaces, or by loss of nourishment from the blood, or by a storing of the blood with excretion products from the parasites, which act to some extent as poisons, are questions that at present must be left unanswered.

According to the same trend of reasoning the foot glands would also represent irritating organs, and then arise the questions why opening round the foot and why a definite arrangement? As regards

the first question it is probable that, notwithstanding a well developed intestinal apparatus, the animal absorbs nutritive fluids through its external surface as nearly related Cestodes without any intestine do. As regards the second, there might be the same reason for a symmetrical arrangement of these as of other organs.

Taking into account the number of skin glands and the degree to which they are generally distended with secretion, each animal is capable of producing a considerable quantity of secretion fluid, and in cases where, as I have found, as many as twenty to thirty (even fifty or ninety-eight) *Aspidogasters* are living in a single *Anodon*, if this secretion is of a poisonous or even irritating nature, it must have a great influence on the metabolic processes of the host, for it is extruded immediately into the blood of the mussel. The parasites themselves are to some extent bathed in their own secretion and must carry some of it into their intestine.

### Excretory system.

The excretory system of *Aspidogaster* is one of the most beautiful to be found in any animal and one of the most interesting in the group of the Trematodes. Its brightly glancing canals of varying diameter and straight, wavy, or spiral course must have enlisted the attention of its numerous observers from their discovery to the present time. In 1832 NORDMANN described having seen the blood pass forwards and backwards in separate vessels which he took for arterial and venous vessels. v. SIEBOLD, in 1837, distinguished two systems of vessels — one closed, much branched, and one opening out at the foramen caudale. He discovered also the ciliary organs on the inner walls of the vessels: "Längslappen, deren lange freie Ränder man wellenförmig schwingen sieht, wodurch man leicht in Versuchung geräth, zu glauben, es schlängelten sich fadenförmige Würmer in den Gefässen". DUJARDIN (1845) assigned to them a double function — circulatory as well as respiratory.

AUBERT and HUXLEY have given general descriptions of this system but owing to the greater imperfections of the methods and appliances of their time (1855—1856) these accounts require now to be succeeded by more accurate ones. VOELTZKOW in comparatively recent time described the system at a whole — so far as known to him, but his account still contains many imperfections, chief of which have relation to the position of the large collecting vessels, their external opening and anterior continuation into the smaller vessels,

as well as to the manner of branching of the whole system, and finally the smaller twigs and their endings which he was unable to discover. So far as I can judge VOELTZKOW followed the vessels only to the end of the third branching. ZACHARIAS, whose article appeared at the beginning of this year, also devoted his attention to the finer histological structure of the excretory vessels and notwithstanding his methods and good microscope he was unable to pursue the vessels to their termini.

These results I state to give an idea how difficult it is to trace the finest vessels, and thereby also some tangible conception of the minuteness of their end organs. For some time after undertaking the study of *Aspidogaster* I also met with no results in determining the presence of funnel organs and in fact thought it possible that this was only another of the ways in which this peculiar animal differed from its related Trematodes. However the idea of similarity of structure in closely related forms spurred me to a continual search and a month or two before the close of last year I already knew that *Aspidogaster* was, in this particular, no exception to the list of Trematodes which, by careful examination of living forms, have disclosed a ciliated end organ to the finest capillaries. The method used and admirably adapted to the study of the excretory system is described at the beginning of this work.

In studying this system, only the larger canals can be clearly traced and their structure and position determined from sections. The continuity of the system and the distribution of its smaller vessels can only be followed in the living animal, where, through distension by means of their contained fluid as well as by their continuous ciliary motion, these can be followed to their minutest branches.

For convenience in description I shall start at the external openings and trace backwards through the fewer and larger vessels, the more numerous smaller vessels and capillaries, to the funnel organs i. e. in the opposite direction to the physiological action. And here at the outset I must take exception to all earlier descriptions for *Aspidogaster* possesses not a single foramen caudale or porus excretorius but two of them. These are situated at the summit of the backwardly projecting, conically shaped posterior end of the body (Fig. 8, 23, 33) when, as frequently is the case, the animal assumes this form. My attention was first directed to this point in the living, young animal where I saw two funnel-shaped pores pointing inwards with their inner walls thrown into series of furrows that curved

outwards and were lost on the outer surface of the animal. In the living animal so compressed that these were turned upwards they were closed and half-moon-shaped, curving towards one another with a circular disk of the body-surface lying between them. This disk was continuous above and below with the surface surrounding them in which could be recognized circular fibres that acted as constrictors. While not under too much pressure these excretory pores were continually changing — their walls first contracting, then expanding, now their margins were rolled farther inwards, then forced out again. I have seen when they were so far extruded as to form two short siphons. It is also possible for them to be drawn inwards far enough for to leave only a single outwardly opening conical depression of the outer surface at the bottom of which are the real excretory pores. This happens when the posterior part of the body is stretched far backwards but the foot projected forwards so as to put the large expulsion canals, continuous with the pores, and their surrounding tissues in tension. In horizontal sections each porus expands inwards into a large cavity that narrows, as it passes forwards, downwards, and outwards, into the large expulsion canals of the foot. But a short space from the *pori excretorii* these two canals communicate by a wide transverse canal (Fig. 23, 33 *TO*), or rather their inner walls disappear and the cavities of the two coalesce. This is the only connection between the two systems — that of the left and that of the right side — there being no anastomoses of the vessels as PAGEN-STECHER (1857) thought. The transverse communication separates off a small portion of body parenchyma (Fig. 23, 33 *P*) lying behind it and between the backwardly extending pores but continuous above and below with the parenchyma surrounding these vessels. It thus forms a narrow vertical partition between the *foramina caudalia*.

The cuticle of the external surface is continued into the excretory pores at least 60  $\mu$  and where it ceases a layer of epithelium cells with large nuclei begins. Where the large nucleolated nuclei are at a distance from one another the layer in which they lie can be seen to considerably resemble the cuticle in depth and general appearance. It does not show distinct cell boundaries. Outside of the epithel-cells are difficultly discoverable longitudinal and much thicker circular muscle fibres. I have only seen these to advantage in sections cut lengthways with the vessels where a portion of the wall lies uncut showing surface view.

The expulsion tubes (collecting vessels) (Fig. 11, 12, 2, 7 *CV*)

bend obliquely downwards and outwards and run forwards in the infra-septal body gradually curving towards one another again after inclosing between them the genital glands. The anterior ends of these tubes do not lie in the sucker as VOELTZKOW describes, but for their whole length they lie in the body parenchyma above the limiting membrane of the sucker. Their walls show wavy or crenated contractions due to the unextended condition of the body, their muscular contraction, and to the large nuclei bulging into their lumina. In their fluid contents, in some animals, I have seen myriads of bacilli in active motion or clustered on the walls of the vessels, similarly to what LEUCKART describes for the medicinal Leech (Parasiten, 2. Auflage); while in others were balls and irregularly shaped bodies of different sizes from small granules up to structures measuring  $13 \times 33 \mu$ . The larger also seemed, from their uneven, strongly refracting surfaces, to be made up of smaller elements cemented together and were freely movable or apparently sessile on the inner walls of the vessel whose cavity they filled from its anterior end half way back to its outlet. These I have seen in only two or three cases. They are doubtless to be considered as concretions. Outside of the muscle layer are now and again to be seen small flat cells, lengthened in the direction of the vessel, with stainable protoplasmic contents and nucleus with nucleolus. These seem to be a continuation of the subcuticular cells which persists in great numbers round the posterior ends of the collecting vessels.

The anterior ends of these vessels project far into the forward prolongation of the foot (to within  $\frac{1}{10}$  mm of its anterior border) and suddenly narrow to much smaller tubes (Fig. 8, 7) which bend directly back along the collecting vessels for a short distance (as much as  $\frac{1}{5}$  mm) before rising into the neck region. In all former accounts the origin of the smaller out of the end of the larger vessel has been overlooked. The former, it was thought, originated from the dorsal side of the latter, a little distance from its end. From here the tubes turn upwards, on each side of the copulatory organs, into the neck (Fig. 2, 7, 1 *Ex*). At about the level of the anterior end of the pharynx each bends sharply backwards upon itself so as to form a loop of which both portions are spirally wound except when the neck is fully outstretched. Immediately after the backward turn, or more generally soon after passing the pharynx there appear ciliary organs (Fig. 24) on the inner walls which are present from this onwards till we come to the second last branches.

From the excretory pores round to the place where ciliary organs begin each stem is simple but soon after this it becomes complicated through its branching. In the fore part of the body each trunk gives off a branch which turns forwards into the neck and oral regions. Farther back — not far from the middle length of the animal — there is a division of each main tube into three: one proceeding backwards continuous with the main, one turning upwards, outwards and backwards and the third downwards, outwards and forwards. After a short course from this first tri-radiate branching each member undergoes a second tri-radiate division and, of course, after each subdivision, the individual members are reduced in diameter and the territory of each group is, in the main, marked out by the direction of its mother stock. The division by threes is repeated six times, and the final twigs of the system are terminated each by a funnel organ (Fig. 15, 24).

I shall not attempt to give a detailed account of each branch or set of branches. I can not be sure of the absolute position of these. They can of course only be followed under especially favorable conditions and when the animal is so far compressed that, as to form and relations of parts, it is extremely disfigured. Moreover, although I have often found the system regularly formed as described yet sometimes there were irregularities or exceptional constructions.

Previous investigations have exhibited no symmetry in the arrangement of the two lateral systems, nor any indications of a tendency to subdivide at regular intervals and in definite numbers. This probability broke upon me from the fact that wherever I could follow with certainty the fine branches I found three funnel organs arranged in radial order on capillaries that sprang from a common centre. Then tracing back through the larger vessels I found the same to hold, generally, viz a tri-radiate order of branching. Under slight pressure in the exact dorso-ventral direction the main vessels, i. e. all that can be seen under such circumstances, preserve a tolerably clear symmetry of arrangement and individuality in their lateral positions. In the attempt to sufficiently compress the animal to observe the terminal branchings we lose sight of this on account of the shoving of one system above the other, in general too of one system more posterior than the other, and the bringing of portions of both into the same field of view.

VOELTZKOW seems to agree pretty closely with HUXLEY's observations, made in 1856, and regards the systems of the two sides as

being considerably different — that of the right side as passing backwards and giving off irregularly lateral branches, while that of the left side divides primarily into two large stems of which the one turns to the foot and the other to the posterior end. Many of my first attempts seemed to indicate also great irregularity and the impossibility of reducing such a complex system to a definite arrangement. The apparent binary division of the left main stem, when it occurs, is to be found in the delay with which the two posteriorly directed branches separate from each other. The anteriorly directed branch, which turns at a sharp angle, has come by the further growth of the animal to be separated a little distance from the other two. With this slight correction the main branchings of the left may be brought into harmony with those of the right side. Fig. 15 shows the system of the right side as seen in a compressed living animal. The only imperfection I find in it, so far as it goes, is the absence of the first odd branch to the anterior sucker which I was unable to find in this specimen. A few branches are followed out to the end organs. With this as a skeleton one can fill in mentally the rest of the branches with their funnel organs and get a fair conception of the semi-excretory system. This right half can be divided into an anteriorly running stem, a posteriorly running stem along the vitellarium, and a middle stem turning downwards and which at the second division gives three branches extending respectively forwards, downwards and backwards. Following the middle one, it again soon divides in three which may be held to have a similar distribution. The middle one of these runs in the neighborhood of the testis. The backwardly projected stem soon breaks up into three of which its middle member gives origin to three secondary capillaries and each of the latter produces three primary capillaries each of which is terminated by a funnel. Again and again I have followed different courses and find, as to number and method, the same holds. Even the odd twig forming the first branch into the neck undergoes the same process and trifurcates five times after leaving the main trunk.

If all the branchings are regular and the process is repeated six times, we can, by a simple calculation, estimate the number of funnel organs in a single *Aspidogaster*. Thus:  $4 \times 3 \times 3 \times 3 \times 3 \times 3$  will give the number for one side and doubling this we get a total of 1944 — a very respectable number to be distributed in an animal of  $2\frac{1}{2}$  cubic millimeters contents.

In such a case we should be able to find these organs in con-

siderable numbers and at no great distance from one another; and in fact I have found as many as twenty in the field of view of the oil-immersion system, by slightly focussing. The number 1944 I regard as normal, but I am fully prepared to believe that there are, in many animals, deviations from this number. Occasionally one finds in the branching of the smaller vessels similar irregularities to those I have already pointed out in the first division of the left system where one of the three twigs is a little removed from the other two. Rarely occur cases where only two branches are present and then, if there is a difference of size, they appear as a single twig leaving its parent stem. But I have learned to be very deliberate in accepting such cases. Many times I have found one branch obscured for a short distance by another overlying it, or the pressure happened to be so great at that particular place as to obliterate a portion of one. To avoid such accidents I have made use of my highest dry system of lenses and used preparations enclosed only on two sides of the cover glass, so that, by running a drop of water to the edge, I could relieve the pressure and cause a slight change in the position of the animal.

In one animal I have lately seen the right main stem, after giving off its neck branch, divide into two — a smaller which gave three divisions, and a larger which bent backwards and downwards for a short distance and gave off four divisions of which one ran forwards and towards the foot, one posteriorly, and the two middle divisions were distributed to the region of ovary and testis. In the same animal the left system gave off an anterior branch and soon after the main stem divided normally into three of which two went backwards and one to the genital organs. In another animal the right system was found to divide primarily into four instead of three, two anterior, one inferior and one posterior.

While the three connate branches of a larger trunk generally preserve a similarity in size and length yet sometimes one or two of them may be longer than the third permitting the funnels to reach regions where perhaps no others are present. I have seen capillaries of the same group with different lengths.

VOELTZKOW and HUXLEY both thought that the genital glands were supplied from the left system. This conclusion was of course built on the direction of the larger more visible branches. From what I have said it will be evident that branches from the right side also come in close proximity to these organs. One can not from this, however, draw the conclusion that their end organs lie close round

ovary and testis for the more terminal branches may be directed away from these organs.

The walls of the larger trunks from the ventral, collecting vessels to the first tri-radiate division possess a fine circular musculature and presumably also a longitudinal layer. In these the nuclei do not bulge into the lumen, as in the ventral canals, but rather to the outside.

At the points of division and occasionally between these points may appear large bladder-like expansions of the vessels as if these had been subjected to too great a pressure. On the walls of some of these I have seen several different ciliary organs situated in such a way as to indicate that the bladder had taken into it portions of the bases of the branches.

The ciliary organs are of three or more sizes corresponding with the diameter of the vessels in which they are found. In the larger vessels they are often situated on a little bend in the wall in such a way as to throw their axes more nearly along the axis of the vessel. Their distances apart vary. In the largest part of the main stem with a diameter of  $8\ \mu$  I found their bases  $17\ \mu$  apart and each ciliary cone  $20\ \mu$  long. In this case the point of one overlapped the base of the next anterior to it so that two or three seemed to make one continuous long organ the wave passing uniformly from one onto the other. By watching one of these apparently extremely long ciliary organs for a time there would come a period when a slackening of the motion would permit me to recognize its two or three constituent members. Farther back they were not so close. In large vessels are sometimes two organs on opposite sides working together. Each is composed of a number of cilia lying parallel, side by side. This can be seen when the animal has been mounted for some time and has begun to die. The cilia then can be observed in very slow motion each for itself. In the fresh, vigorous worm the cilia of one group are either fastened to one another side by side or they all act so much in unison that because of their rapidity they seem to form one piece of a long conical form. In the dying animal the cilia of an organ appear frayed out — their free ends forming a broad front. That this condition is not simply caused by the long and gradual death of the animal may be seen from perfectly fresh specimens where the ciliary organs of a portion of a vessel, either on account of too great a pressure or because of exhaustion, will stop, apparently rest a short time, and then start again. In this resting state the cilia are separated

at the ends as in the dying animal and when they start again they assume the pointed appearance. I have noticed also one or two single cilia languidly rising and falling while all the rest in the same organ were lying still and extended. These observations seem to indicate that each cilium possesses a certain independence and that the pointed appearance of the active ciliary organ is only to be explained from physical causes.

The shape of each bundle of cilia during activity appears to be a long cone, and its motion a transverse swaying, first at the base where the impulse is given and travelling out towards the end in a wave. Were the organ a flat layer of cilia we should as often see it from the edge as from the broad side. ZACHARIAS speaks of seeing them in profile. They have never given me such an impression, but I have seen organs of different sizes composed of many, a few, or even of single large cilia. Single cilia in slow lashing motion were especially apparent on the walls of some of the bladder-like swellings but so far from their neighboring compound organs that their origin could not be explained as a splitting away from these by the rupture of the vessel, unless the rupture happened in the young animal and they became farther separated with the growth of the vessel. Besides I have sometimes seen them from the point — where the point was directed upwards towards my eye and the base downwards — in which case each organ presented the appearance of a circular disk filled with fine bright punctures.

The final twigs of the excretory system may be of variable length but measure generally about  $45\ \mu$ , and can only be followed under the described favorable method of preparation as minute capillary tubes with darker walls and bright centres. It must be remembered that these capillaries or their preceding vessels never anastomose with one another and the name must not call up thoughts of the capillary structures of the blood systems of higher animals. The name however, taken in its proper signification, is applicable, but no more applicable to the terminal than to their preceding branches, except that they may be still smaller than the latter. Near their ends the capillaries expand gradually into the funnel-shaped end organs, somewhat isosceles triangular-form as seen from the side, from the base of which project into the lumen of each a flame-like cluster of cilia. In all cases wherever found or from whatever side observed these have the same appearance so that they must be conical in shape. At the base outside of the organ may be seen in favorable cases an elliptical,

large nucleus with its long axis in the direction of the funnel. This I have seen best when I have cut away the foot of the animal and mounted it flattened out and compressed. Then the preparation was thinner with less material to obstruct the light than generally is the case. But I must admit that I have never satisfactorily seen the outline of the funnel cell to which nucleus and cilia belong. The length of the funnel-organ from the base of its cilia to its constriction into the capillary is  $10\ \mu$  and its greatest breadth  $4\ \mu$ . The organ is doubtlessly completely closed there being no inlet at the sides or even through the centre of the cilia-flame.

The motion of the cilia is distinctly characteristic and not at all to be confounded with that of the ciliary organs in the conducting vessels. Until one has had some experience, however, the funnels may be easily passed over as perhaps only indistinct portions of vessels containing small ciliated organs. It is quite probable that the largeness, plainness and number of the ciliary organs in the vessels, as well as their different sizes and characters have been an obstacle to the discovery of the end funnels. When, however, a person has once clearly seen and considered one of these organs, and especially when he has repeated the process a few times and noted their constancy of size and structure, he will have no difficulty in recognizing them at a glance ever afterwards. Relatively to its surface, the ciliated cone of a funnel is much shorter and broader than one on the wall of a vessel. The former too moves with a steady, graceful, shimmering motion; while the latter moves through a greater distance with an irregular, labored, serpentine motion. In the first we have motion apparently as a swing from side to side like a pendulum; while in the second we see a wave motion from the base towards the apex of the cone.

I have observed the funnel cilia immediately after they have ceased motion, when they are just as plain as when in motion but, of course, they are much more difficult to find. In them it is more than probable that we have to do with bundles of cilia, but I have never seen frayed-out cilia here as in the vessels. In the dead state they are pointed and palely striated.

The funnel is situated between cells. I have seen that the boundaries of contiguous cells would meet at this organ although the outlines of those cells could not be fully traced. But to me it is not clear why they have such a regular form, and also their capillaries such a definite, uniform thickness and an exactly straight or a neatly

curved course, if they are formed only by the neighboring cell membranes, that is if they are only chinks between the cells or inter-cellular spaces.

The distribution of the funnel organs may be already surmised from the number and character of the excretory vessels. They occur in the parenchyma of all parts of the animal, excepting ventral sucker, penis-sack and pharynx, but in greatest numbers in the region of the peripheral muscle layers, along the septum, just outside the penis-sack and round the margins of the ventral sucker immediately above the limiting membrane. The presence of this membrane can have no effect in determining their absence below it, for larger and smaller vessels pass through the diaphragm. The only limiting means is no doubt the dense structure of the sucker itself, and a like statement may be made regarding the pharynx and penis-sack.

A consideration of the number and distribution of the funnel organs suggested to me, as in other Trematodes it has been suggested to others, the question whether the funnel organs are not the real excretory organs and the branching canal system only the necessary conducting apparatus. The localization of the funnels in the regions of most active metabolic changes might seem also to strengthen this view. But at the same time we must remember that the funnels necessitate a like distribution of the capillaries, which touch a greater number of cells and, on account of their extremely thin walls, doubtless permit easy osmotic transmission of excretion fluids.

### **Reproductive system.**

The reproductive organs (Fig. 16) of *Aspidogaster* are distributed in both upper and lower portions of the body and occupy the greater part of the space not taken up by the intestine. Of the two sets of organs — male and female, in the same individual — by far the greater space is required for all those parts associated with the production of the primitive ova, the supply of food material for the growing embryo, the formation of a protecting shell, and the retention of the whole in the body of the parent, under a suitable developing temperature, until the young miracidium is completely formed.

The essential elements of the male system — the spermatozoa — make their way from the testis, approximately in the centre of the ventral half of the animal, in a fairly direct course through vas deferens, vesicula seminalis and penis, to the genital sinus. The primary elements of the female system — the ova —

originate in the ovary, just anterior to the testis, travel through the tuba where they most likely meet with spermatozoa, pass the origin of the LAURER's canal, take up yolk from the enormously developed vitellaria, receive a covering from the shell-gland, are moulded into their definite form in the ootype, and develop as they slowly journey through the extraordinarily long, coiled uterus, the vagina and finally the genital sinus to the exterior. Vas deferens and vitelline ducts pass through the septum, but oviduct and LAURER's canal are directed posteriorly below the septum, near the end of which the latter terminates, but the former, curving round the end of the septum, makes many folds above and down the sides of the intestine and runs forwards to the genital sinus.

The positions of the organs change with the contractions of the animal. I have seen ovary and testis in some cases move from near the anterior end of the foot back to the posterior end of the intestine as the animal was striving to free itself under the cover glass. This motion was permitted by the elasticity of the parenchyma and irrespective of any movement of the foot in a posterior direction. In the compressed animal the disposition of the system as a whole may take on very different appearances. I have therefore prepared sections of symmetrically hardened animals that were killed instantly under hot sublimate etc. where presumably the organs had no cause to be displaced. Of these, sections parallel with the surface of the ventral sucker are very instructive, but for a continuous following out of the system only the compressed living animal can suffice.

VOELTZKOW has correctly described much of this system and in those things I can only verify his statements. But chiefly with regard to the structure of the bulbus, the significance of the LAURER's canal, the structure of the vitellaria, the presence of a shell-gland and ootype, and numerous exactnesses of position, shape and relations I have to differ from his statements.

Male organs. The testis (Fig. 16, 3, 11, 27, 22 *T*) is an unpaired body of about 0,14 by 0,14 by 0,20 mm dimensions and is situated slightly posterior to the middle of the infra-septal body-portion. It is elliptical in surface view its long diameter corresponding in direction with that of the animal. In sections is often seen an indentation on one side as if bent, so that one may get sections where the organ appears to be of a double nature. At first I thought that perhaps we had here to do with a union of two testes, but having twice found a rudimentary second testis (Fig. 22 *T*) I am convinced

of the incorrectness of this. On the outside is a mantle (Fig. 27 *M*) of closely aggregated small cells with nuclei resembling the young parenchyma cells. It may be two or three cells thick and underneath it is a membrane in which are muscular fibres running in different directions. Some places I have seen inner circular and outer longitudinal fibres but at other places the reverse appeared true. Also parenchyma fibres seem to run through the outer mantle and knit into this membrane. The contents appear at first sight as numerous nuclei lying in heaps or in some places scattered with sometimes a more homogeneous fluid mass occupying a portion and all loosely disposed in the inner space. Upon close observation the nuclei are found to lie in cells of spherical or polygonal form whose boundaries are recognized only as delicate lines. The fluid part is a mass of fully formed spermatozoa lying in a body of liquid or, as I have seen very distinctly in living animals, as winding streets among the groups of sperm-mother cells. In young animals where the yolk glands are not complete the testis already contains perfectly formed sperm and in fact this seems to be the time of greatest production of them when they are conducted through the oviduct before it is blocked up with eggs.

No clearly traceable centripetal order of development comparable with that in the ovary is perceptible here although very small cells may be discovered towards the surface lying among the larger ones. The nuclei are of different sizes and their chromatin shows evidences of karyokinetic division (Fig. 29) but the order of the nuclear figures I have not been able to follow. I have seen a few of the large solitary cells (Fig. 29) mentioned by VOELTZKOW. They correspond very closely in size and structure with primitive ova. Large cells measure 13 to 18  $\mu$ , nucleus 9  $\mu$ , nucleolus 4  $\mu$ . Other cells 9  $\mu$ , nucleus 5 to 7  $\mu$ , generally without nucleolus.

The vas deferens (Fig. 27 *VD*) springs from the anterior dorsal part of the testis, its wall being continuous with the membranous boundary of that organ. There is no funnel-formed inner extension as figured and described by VOELTZKOW. It passes forwards and upwards, then bends backwards and upwards through the septum and again forwards suddenly swelling into the vesicula seminalis, a tube of very different calibre depending on its contents. Distended with spermatozoa (Fig. 9 *VS*) it measures 0,07 mm in diameter while the vas deferens measures only 0,014 mm. On the walls of the vas deferens, bulging into the lumen, are numerous nuclei while in the

distended seminal vesicle the walls are thin and the nuclei widely separated. In the living worm the vesicula seminalis is easily recognized from its grayish color, its considerable size and its serpentiform windings. In it, besides the filiform spermatozoa which are packed and interwoven into a great mass, with here and there more loose transparent places in which the sperm may be seen in rapid motions, there are large brightly glistening, strongly refracting globules. In sections stained in haematoxylin the sperm cells are purplish, their heads recognizable as little dots scattered through the less deeply colored mass of curved tails. Refractive globules are not to be seen but corresponding with their positions are irregular spaces no doubt left as the former became dissolved in the preparing fluids. My impression is that they are drops of secretion extruded with the sperm to preserve and float them out. Regarding the origin of such a secretion it may be that the mass of cells round the testis can to some extent function as unicellular glands. I have seen some of them with a tapering towards the wall of the testis but their closeness to this organ and their density make it difficult to get a clear view.

At its anterior end the vesicula seminalis passes into the penis sack. The position of this organ is generally in the long axis of the animal as it is heavier than the vagina but sometimes it lies a little to the right and it may also be curved out of the direct course. It is a strong muscular sack of 0,15 mm in diameter and 0,5 mm in length but narrowing a little as it passes forwards until its inner left wall meets with the inner right wall of the vagina, and its outer wall with that of the vagina bound the opening of the genital sinus. The cirrus sack is composed of a strong inner circular muscle layer (Fig. 18 *PSC*) and a still thicker outer longitudinal muscle layer. In cross sections the outer muscles appear in bundles. Round the posterior half are the deeply staining unicellular prostate glands (Fig. 9, 12 *Pa*) the ducts of which pierce the penis sack between its muscle bundles.

Through the axis of the penis sack stretches the ductus ejaculatorius (Fig. 16, 18 *J*) which however does not assume the form of a simple duct except in its middle portion the walls of its anterior end being thickened and folded to produce the extrusible penis (Fig. 9, 16, 2 *CO*) proper or organ of coition while its posterior division through a complex system of expansions, reflections and foldings produces the large structure filling the posterior end of the penis sack which has been fitly designated the bulb. To understand the

organization of this is the most difficult task we meet in the study of the sexual system. I shall therefore present a simplified scheme which will not only exemplify the essential structure of this organ but also the manner of arriving at that structure in the ontological development of the animal.

Let us suppose that the vesicula seminalis originally continued as a narrow, straight tube — the ductus ejaculatorius — through the centre of the penis sack. And then by a course of uniform, rapid growth in the walls of the ductus from the point where it passes through the posterior end of the penis sack it becomes both wider and longer. The increase in length in such cases of growth generally occasions the bending of the part upon itself but here, as the growth produces a widening as well as a lengthening, the bending or crumpling is directed inwards into the ductus itself. In this way is produced a papillar like forward growth (Fig. 16, 9 *PP*) from the distal end of the cirrus sack into the greatly widened ductus ejaculatorius. Consider now, further, that the expansion of the widened portion is hampered by the stout penis sack surrounding it but that the growth in width continues and we will have the necessary conditions for a series of longitudinal foldings (Fig. 16') extending from the posterior end, where the widened ductus is reflected over the papilla, forwards along the sides of the expansion. That this was the order of development I was convinced from a careful study of the anatomical structure but I was delighted to find that sections of young animals confirmed my belief. This is not all. Between ductus ejaculatorius and cirrus sack is a fine meshed parenchyma and this follows in its growth the development of the more rigid ductus, filling in the long furrows and penetrating from the posterior between the outer wall of the papilla and its central canal (inner ductus). In the adult animal the posterior part of the expansion of the ductus (outer ductus) has coalesced with the penis sack, the longitudinal furrows have deepened till their inner folds touched and united with the outer walls of the papilla, and the parenchyma of the papilla — the intervening combined walls where papilla and folds meet having thinned out and become broken through (resorbed). These connecting plates between inner, papillar, and outer, penis-sack parenchyma are the septa described by VOELTZKOW. They include between them a series of forwardly extending canals which open anteriorly into the simple, unmodified ductus. At its broadest part the bulbus has about a dozen radiating septa but both forwards and backwards from this they are fewer so that sections in these

parts show one or more imperfect septa i. e. where the longitudinal furrows are flattening out at the ends for it is evident that the infolding will be deepest at the place of greatest expansion. Anteriorly all the septa fail to reach the sides of the papilla and flatten out into the yet somewhat widened circular ductus which gradually narrow as it continues forwards into the middle portion of smallest diameter. The septa fall short of the papilla some distance posterior from its anterior tip but continue as ridges along the inside of the outer ductus for some distance anterior to the point of the papilla. In the diagram I have indicated on the left side (by shading) one of the septa while the right side falls along one of the canals. In Fig. 18 are ten perfect septa and one imperfect while the intervening canals are ten in number one of which, however, on account of the imperfect septum is double. This section is near the broadest part of the bulbus while Fig. 17 represents a section of the bulbus through the anterior end of the papilla where the septa, nine in number, are present only as ridges in the inside of the outer ductus. A few sections ahead of this the papilla is wanting, the ridges have faded into a circular muscular tube of small size and the large space between this and the penis sack is occupied by parenchyma. The above mentioned canals are really portions of the cavity of the ductus ejaculatorius extending backwards as blind sacks along the outer sides of the papilla (conus bulbi). They are lined with the continuation of the inner coating of the ductus proper, which on their outer walls exhibits nuclei, but along their sides are peculiar epithelium-like bladders (Fig. 9, 17, 18 *B*) with distinct boundaries whose contents show the presence of numerous granules but no nuclei. The significance of these bladders is to me not altogether clear but I am convinced that they stand in relation to the prostate ducts which pass through the penis sack in rows corresponding to the septa, penetrate the parenchyma and can be followed into the septa to the bases of the bladder cells which are apparently their continuations. In a preparation doubly stained in haematoxylin and alum-cochineal the parts are beautifully differentiated: nuclei, cell boundaries of prostate glands and of parenchyma, outer muscles of penis sack, sperm having different tinges of purple while other parts are stained red. In these sections the same little bright red granules that are found in the contents of the prostate glands are continued along their bundles of fine ducts and are present in the bladder-cells. My first impression was that these are drops of secretion fluid at the mouths

of the prostate ducts but they have such a regular structure, are so constantly present and have such a definite boundary that it is impossible to believe this to be their nature. That they are the distended ends of the ducts themselves which is very probable is also difficult to understand for I have seen no mouth-openings. But whatever their exact nature is, I am satisfied that the prostate ducts discharge their contents into the caecal canals of the bulbus where it is pressed forwards to mix with the spermatozoa at the anterior end of the papilla. Fig. 10 shows an enlarged prostate gland with its duct taken from the right side near the anterior end of the bulbus of Fig. 9. A single prostate gland measures 9 by 20  $\mu$ , nucleus 4  $\mu$ .

As regards the papilla itself only the anterior end (Fig. 9) will be seen distinctly separated from the other parts. Through its axis passes the inner ductus bounded by epithelium, a muscular ring and a number of parenchyma nuclei the whole surrounded by the backwardly reflected walls of the ductus, here forming the second of the three concentric cylinders of the ductus tube viz inner ductus (papillar duct), outer boundary of papilla, and outer ductus. Farther back the boundary of the papilla falls on the inner angles of the caecal canals. On the inside of the inner ductus is an epithelium-like membrane with nuclei but no distinct cellular structure. Where this bends round the end of the papilla are a heap of parenchyma-nuclei. Also on the inside of the outer ductus where not occupied with prostate ducts are nuclei under the muscle layers e. g. on the outer boundaries of the caecal canals where they are continuous with the bladder-like endings of the prostate ducts. This would seem to show that these bladders are only epithelial cells that have lost their nuclei. But on the other hand the nuclei have no distinct cell boundaries, the bladders show no ducts opening between them, and as before mentioned their contents and continuation through the walls of the caecal canals are antagonistic to that view. In places the layer of lining epithelium has a marked resemblance to the cuticle, but in other places it is so broken and jagged as to appear like loose secretion masses on the inside of the canals.

The outer ductus ejaculatorius, after narrowing as it runs forwards round the point of the conus bulbi, continues a short distance in the form of a simple tube and then swells into much larger dimensions as its lumen passes through a ring of foldings and thickenings of the wall, beyond which the tube is continued until its walls are reflected round the anterior margin of the penis sack onto the inner

surface of the vagina to the left and of the sinus genitalis to the right. All the way, between penis sack and ductus is a fine parenchyma. The walls of the ductus are provided with strong inner circular and outer longitudinal muscle fibres which, by their own contraction, can force the mixture of sperm and secretion forwards through the first series of folds into the barrel-like space (Fig. 9 *CO*) between it and the second, outermost series. This forms a sort of measuring apparatus which is then thrust forwards and as it is extruded it is gradually reversed or turned inside out, beginning at the most anterior end. By the time the reversal has reached the outer row of folds there is already to some extent an intrusion into the female organ; and then by the continuation of the process the pressure from behind as well as the reversal in front cause a throwing open of the anterior folds, while the posterior are pressed close together by their own musculature, contraction of the penis sack as well as by the drawing forward of the latter and its crumpling by the parenchyma muscles. The filling parenchyma between duct and penis sack, notwithstanding that it is not a watery fluid as stated by VOELTZKOW, can by its plasticity fulfill the same function that he attributed to it. In the non-distended state the inner coatings of this part of the ductus ejaculatorius, the intromittent organ (cirrus, penis), fall into longitudinal ridges and furrows or circular folds, the former being generally characteristic of the portion between the two circles of papillae, the latter posterior to the last circle, but they may both be present combined. The rings of papillae, also, which are only foldings and fleshy ingrowths of the wall, may not be placed at right angles to the direction of the lumen but running obliquely. The papillae may vary in size and shape.

**Female organs.** The ovary (Fig. 16, 11) lies a little anterior to the testis but distinctly to the right of the middle line of the body. It begins as a large oval mass with the large end of the oval turned towards the genital sinus and the small end continuing into a tapering tube which makes a sharp bend back along the inner side of the main portion. If straightened out it would be recognized as a blindly ending tube but widening considerably as it passes towards the blind end where the eggs originate. The bending of the tube upon itself produces a greater concentration of the organ. The whole lies turned over on the side with the smaller portion left and more posterior. When this has reached about the same length as the larger part it makes a sharp turn obliquely backwards for an equal distance where

it again turns obliquely forwards and to the left. There are then, so far, three bends giving four portions of the tube side by side. At the third bend, pointing backwards, is given off a canal which extends in a straight, slightly upward course to near the posterior end of the animal where between the blind end of the intestine and the point of union of the large excretory vessels it swells to a thickened sack. This is the LAURER's canal to which we shall later return. Following from the origin of this canal along the fourth portion of the zig-zag-formed ovary and duct we find a second adjunct to the main conducting tube. This is the unpaired vitelline duct (Fig. 16 *uV*) which when followed a short distance expands into a triangular cavity — the vitelline reservoir. From the two outer angles of this proceed two side canals, the paired transverse vitelline ducts, which turn upwards through the diaphragm and join two lateral longitudinal canals. The latter bear on their sides the follicles (Fig. 16, 25 *AD*, *FV*) of the vitelline glands. Returning again to the main course and following it a distance from the opening of the vitelline duct equal to the length lying between the latter and the LAURER's canal one finds at the entrance to a slight widening of the tube perhaps a few strongly refracting drops and from this point radiations in the surrounding triangular-shaped shell gland (Fig. 16, 12 *SD*). The widened continuation of the canal is the ootype. All the parts of the main canal up to this point lie pretty nearly in the transverse diameter of the infra-septal body portion of the animal the bendings being approximately back and forwards. The shell-gland and ootype balance on the left side against the ovary on the right. From the ootype with its slightly constricted ends the oviduct passes into another widening caused by an enormous aggregation of spermatozoa. Such an assemblage of sperm is found to be general among Trematodes and this portion of the oviduct is designated by Looss receptaculum seminis uterinum. From here onwards the oviduct continues as a simple, uniformly constructed, long canal which may fold back and forwards, or sideways until, having passed round the end of the septum, and having made numerous transverse folds above the intestine, it approaches the front end of the animal and expands into the muscular vagina. In living animals the relative positions of the parts succeeding to the opening of the LAURER's canal are often very different as might be expected but LAURER's canal and oviduct always lie between the two transverse vitelline ducts.

The ovary measures 0,35 mm long, from the blind end to the

outer margin of the first turn, and  $0,12 \times 0,2$  mm in cross section at the broadest part, with the larger diameter approximately dorso-ventral. It is bounded by a thin fibrous membrane with here and there a nucleus resembling those of the parenchyma cells. This outer coating is not at all to be compared with that of the testis as VOELTZKOW has done. The bladder-like, vacuolated parenchyma cells become simply more and more compressed and smaller as they near the outer limits of the ovary. The contents of this organ consists of closely packed cells having very different sizes and differences in the minutiae of their cell structure. But there is a distinctly marked order of growth from the youngest cells to the perfectly formed primitive ova. At the anterior, broad, blind end of the organ the young cells are engaged in growth and fission. Here the small nuclei of  $4 \mu$  diameter are deeply stainable, with chromatin dots, and are packed so closely together that cell protoplasm is unrecognizable. A little farther inwards each nucleus has acquired a rim of protoplasm, retained its chromatin dots, possesses a small nucleolus, and has itself increased in diameter to 6 or  $7 \mu$ . Cells in the centre of the ovary have their considerable quantity of protoplasm compressed into long angular shapes. Their chromatin forms a pale reticulum in the vacuolated, slightly elliptical nuclei of  $14 \mu$  in length, with nucleolus  $4 \mu$ . From this on the ova increase in size, some of their nuclei possessing a large and a small nucleolus, others two equal sized nucleoli. They assume a curved arrangement in rows with the concave surface towards the oviduct. In the smaller anteriorly curved portion of the ovary they reach their maximum size and pass into the first segment of the oviduct, called by VOELTZKOW Tuba Fallopii. This begins about the middle of the first arm and continues round the second bend and backwards to the entrance of the LAURER's canal. VOELTZKOW's description of this is quite correct as I have proved both in living animals and from sections that fall along the tuba. The rings, dividing the tuba into successive chambers and forming so important a landmark in determining the situation of the organs in the living animal, begin in the developing oviduct as thickenings on the inside in each of which is a nucleus. Fertilization may take place here, for I have seen spermatozoa in lively activity as far inwards as the third chamber from the ovary. All along from the narrowed end of the ovary are exhibited nuclei on the inside of the walls and in some places definite cell boundaries. But the portion between LAURER's canal and the vitelline duct shows

especially distinct, closely placed epithelium cells whose inner faces carry strong cilia, acting inwards towards the ovary. Also for a short distance up the LAURER's canal are cilia whose motion apparently is not always in the same direction. Cilia can also be found but indistinct in sections. The portion beyond the entrance of the vitelline duct has the same structure, with the exception of the cilia, but when we reach the ootype we find much thicker walls, lined with high epithelial cells, each of which encloses a nucleus containing chromatin granules. The beginning and end of the ootype are easily determined after once one has closely observed the structural conditions. But at first it is not easily recognized to be a distinct organ, as it is here very difficult to procure sharp outlines, on account of the density with which the cells are crowded together, their contents, as well as the opacity of the surrounding shell gland. The latter is of a conical form with broad end beginning near the yolk duct and small end extending out along the ootype. Round the entrance to the ootype the unicellular elements of the shell gland assume a radiating arrangement at the centre of which are frequently found strongly refringent drops of secretion. Sections fortunately falling lengthwise through these two organs (Fig. 12) have shown me that the numerous ducts of the unicellular glands continue to pass through the walls of the ootype for approximately the half of its length.

The difficulty of procuring clear outlines, as well as the fact that the shell gland flattens out to a large surface which escapes the attention when one is following minute details, and also because it shades into parenchyma so as not to give a plain demarcation no doubt account for these organs being previously overlooked. The presence of a body in sections, lying to the left of the ovary, of a denser structure and smaller cells than the surrounding parenchyma first attracted my notice and afterwards from a careful following out of the oviduct the structure of the ootype again enlisted my attention. Afterwards, I found that both belonged together, as two organs but having a united purpose. The cells of the shell gland measure about 12 to 18  $\mu$ , nucleus 5  $\mu$ , nucleolus 1,5  $\mu$  (in sections). The protoplasm flakey or uniformly stained with sometimes one or two more deeply colored bodies.

The receptaculum seminis uterinum, following the ootype, does not reach the dignity of a specialized portion of the oviduct. Early in sexual maturity it is filled with sperm, before there are eggs in the oviduct. When the latter is full of eggs in all stages

reaching to complete embryonic development and after the processes of reproduction have been for a long time continued, there may still be a considerable mass of spermatozoa waiting at this place. For the sustenance of these it seems probable that the prostate glands may be destined, whose secretion may, at the same time, supply a fluid for the floating along of the sperm cells, or a medium for the action of their own flagellar organs. I have never found masses of sperm passing along the oviduct, but there may be small additions continually supplied from the vesicula seminalis. The general appearance of the distended organ, as well as its fine structure, completely agree with the seminal vesicle.

From this onwards the oviduct, through all its extent till it reaches the vicinity of the vagina, has a uniform structure. Between the eggs or groups of eggs it contracts and its walls then are thicker with here and there a nucleus to be seen. In this long canal the eggs are held until their contained embryos are ready to hatch, so that it is fittingly called the uterus.

The uterus increases somewhat gradually its musculature and forms a thick-walled anterior end which is at least as long as the vagina. Its circular and longitudinal muscles are thick fibres that hold the eggs back or press them through into the vagina. This lies to the left of the penis apparatus but its posterior end may be found bent or, partaking of the nature of the uterus, coiled and higher dorsalwards than the penis-sack. Very strong inner circular muscles in a single layer and outer longitudinal muscles (Fig. 2 *VM*) in many layers characterize it, and on the inside is a layer of considerable thickness, exhibiting no nuclei nor cellular structure but which must be of epithelial nature. In the living animal I have not seen it, on account of the non-transparency of this part, and in my sections it is broken up transversely and ragged. It is present all the way through to the thin-walled uterus.

Round the vagina is a mass of cells that apparently present the same relations to the vagina as the prostate glands do to the penis. In the character of the cells and manner of staining too, these two masses present close affinities but the former seems to be far less differentiated than the latter. Its cells are small and pressed extremely tightly together, nuclei numerous except in a layer close round the vagina, which however betrays no indication of ducts. Anteriorly they are continuous with subcuticular-like cells, which, on the side next the penis are reflected onto the penis-sack as far as to the prostata.

On the opposite side they run forwards and combine with the same coating of the penis-sack to form a mantle for the sinus genitalis, beyond which they pass into the subcuticular cells of the periphery of the body. That these cells remain less differentiated than those of the penis-sack is in harmony with the simpler end organs of the female system.

The sinus genitalis (sexual cloaca) receives the anterior openings of both penis and vagina, and its walls are, in fact, made up of the continuation of their musculature. It is short and narrows rapidly to its opening — the porus genitalis — in the middle line between foot and neck. Strong longitudinal muscles, but much weaker than in penis-sack and vagina, hold the heavy terminal sexual organs firmly attached to the outer integumentary system and numerous circular fibres form a closing apparatus between the genital sinus and the cervico-pedal pit. Both muscle layers interknit with the subcuticular muscles and the cuticula is continued into the genital pore. Generally, in my sections, the arrangement would seem to indicate that the genital sinus is the direct continuation of the vagina, and that the end of the penis-sack is directed into the vagina or, at least, the two are so curved towards one another as to permit easy entrance of the penis into the vagina, which I have observed take place in living worms.

We have yet two organs of the sexual system to describe, which were left over because they are more to be considered as supplementary organs, lying away from the main course of the conducting apparatus. These are the LAURER's canal and the vitellarium. I shall deal first with the more conspicuous vitellarium, which is a double organ, its two halves symmetrically disposed, but its ducts uniting to a single tube, the unpaired vitelline duct. This enters the oviduct about midway between the LAURER's canal and the ootype. It is a short canal running backwards in the middle line to a three-cornered enlargement, the vitelline reservoir (Fig. 16 *AR*). The latter is simply the meeting place of the two transverse canals with unpaired vitelline duct similar to the expansion where LAURER's canal, tuba and oviduct meet. When it is filled with yolk-cells, however, it may assume the appearance of a definite organ of not always the same size or shape. From it project sideways the paired transverse vitelline ducts which, intercepting between them uterus, vas deferens and LAURER's canal, bend upwards through the septum, at each side, and join the lateral longitudinal vitelline canals, along the sides of which are attached the follicles of the vitellaria. In my semi-diagrammatic figure I have

omitted the follicles and one must suppose the two longitudinal canals raised to a higher plane than the ovary and testis. The transverse canals may simply join onto the sides of the longitudinal canals, or more frequently the latter make a bend downwards, at this point, and send a little conical projection out to meet the narrow canal from the yolk reservoir. The bend is sometimes so pronounced as to appear as if the transverse canal had split, at its outer end into a forwardly and a backwardly directed branch. The place of union is approximately one third from the posterior end of the longitudinal canal. All along its sides, each longitudinal canal, which is simply a collecting duct, receives the openings from numerous flask-shaped follicles. These lie round it on all sides as best seen in cross sections (Fig. 11, 12 *AG*) where varying numbers, six or more, of follicles may be arranged in a circle. The follicles (lobes) (Fig. 25, 30) themselves are spherical, oval or flask-shaped with a very short, wide opening on one side, or a slightly lengthened neck connecting them with the collecting duct. Occasionally there are two follicles to the one neck. The follicles have about the same size as the neighboring parenchyma cells (0,09 mm long and 0,06 mm broad, in the living worm). Each is definitely limited by a distinct, thin, extensible membrane which continues through the neck into the walls of the collecting tube. On the inside of the follicular membrane can often be seen small closely placed cells while those in the centre of the lobe are larger. It seems probable that the yolk cells originate similarly to the ova. The smallest cells as they increase in size acquire a larger amount of protoplasm round their nuclei, which is gradually changed over into yolk granules. In stained preparations one can recognize differences in the constitution of the contents of a single cell. One part stains deeper than another. Besides these differences, there are in some preparations bright fat-like globules (Fig. 32). They are probably transitional stages to yolk granules. They remain unstained, two or three in a single cell. Centrally situated is a large nucleus with scattered deep-staining nuclein. The yolk-cells, as found completed in the ducts or reservoir, are spherical or angular according to the pressure and each bounded by a membrane.

On the inside of the walls of the longitudinal, as well as of all the other ducts, are scattered nuclei. It is only rarely one gets a glimpse of the collecting ducts, as they are so thickly surrounded by non-transparent follicles that, under pressure, flatten out and cover the greater part of the space. Sometimes, though, may occur cases

where these canals are full of yolk-cells and it is still more favorable if the animal happens to be young and the follicles few and small. Then the longitudinal, follicular duct shows as a serpentine, irregular tube, widening to receive the necks of follicles and contracting where there are no contents, till invisible as a definite canal.

The longitudinal canals were not seen by VOELTZKOW, who thought the transverse canals branched into a number of twigs that extended to the vitelline glands, arranged in a longitudinal row on each side. There is no such a structure as he figures.

It is interesting to find in DIESING's "Aspidogaster limacoides etc." (1835) fig. 7 and 12 vitellaria fairly well represented, although DIESING took them for ovaries. VON SIEBOLD first recognized (1848) that these organs produced only yolk spherules ("Dotterkörperchen").

From the description already given, and from the partly diagrammatic figure, it will be clear that the LAURER's canal lies slightly on the right from the middle vertical plane of the body. It is in a direct line with the tuba whose true continuation however is the ciliated portion of the oviduct. The meeting place of the three canals assumes an isosceles-triangular form. It is as if the LAURER's canal widened out gradually and then split into two canals — the tuba and the ciliated portion of the oviduct. Before continuing the description of the LAURER's canal it belongs here to consider the purpose of the parts meeting in the triangular space (Fig. 16 *TS*).

Cilia, in the oviduct, were discovered by HUXLEY (1856), and were seen by PAGENSTECHER (1857). The ciliated triangular space (*dreieckiger Raum*) was thought by VOELTZKOW to be the ootype (p. 269—270), and he also supposed that the walls of the oviduct supplied the place of a shell gland (p. 271—272). Now that these organs are accurately localized, and it is shown that the ciliated portion of the oviduct is not the ootype, it is a question of interest: what is the function of the cilia?

Cilia act from the vitelline duct to the triangular space, from the end of the fenestrated tuba to the triangular space, all along the walls of this latter, and for a short distance into the narrowing LAURER's canal. I have seen cases where the cilia in the LAURER's canal acted in the opposite direction to what I have just stated, i. e. their motion was towards the tuba. Having, some time ago, clearly observed the direction of ciliation I troubled myself no more about it until lately, when I found it was possible for those in the LAURER's canal and tuba to be irregular in their action. It has been impossible

for me since to compare a great number of cases in order to find if the exceptional direction of motion often occurs. Until that is done we should perhaps not build too much on conclusions as to their meaning, but of this we can be certain viz. that they are of importance. In the first place we can not avoid the conclusion that the cilia are intended for the spermatozoa, for in a tube whose walls constrict round its contents the cilia can have little effect in moving along heavy primitive eggs or yolk cells. Besides it is the destiny of both of these, under normal conditions, to move in the opposite direction. Of the three elements that may be found in this region, the normal direction of transport of the spermatozoa alone corresponds with the action of the cilia. However, as the cilia begin at the point where yolk enters the oviduct, it is suggestive that they might stand in some relation to it, which only begins to become intelligible when we associate with the two the spermatozoa as a third, most interested party. Why sperm should require the assistance of cilia in this short space after coming through all the windings of the oviduct is again a question. But I have already indicated that the transfer of sperm probably takes place to the greatest extent in the young animal when there are no eggs moving in the opposite direction. The spermatozoa are held in readiness in great numbers in the receptaculum seminis uterinum, only passing over through the ootype singly, by their own efforts. In the ciliated space, between yolk duct and LAURER's canal, there may be primitive eggs coming down as the spermatozoa go up. The thick-walled and hence somewhat strong and constricted ciliated portion may be stopped up with primitive eggs, or what more frequently happens with yolk cells which, backed up by great pressure from behind, find least resistance in this direction. In such cases the action of the cilia may be of great use in freeing the mass and brushing away fastened sperm cells and directing them towards the tuba. Movement of the eggs and yolk outwards can only be produced by contractions in the walls of the oviduct. Here, too, is doubtless the proper function of the muscular-chambered tuba. The eggs pass slowly out, one by one, from one chamber to another, meeting with sperm cells on their way, and are prevented from a backward motion by the musculature of the chambers. Strong contractions of the walls may clear all the ova, yolk, and sperm away, yet the latter are least likely to be affected by contractions. Under such conditions, too, any of these elements may be pressed into the LAURER's canal. The continuation of cilia from both tuba and ciliated portion of the

oviduct into the LAURER's canal no doubt indicates that their chief purpose is correlated with the function of the latter organ.

As to structure, the LAURER's canal appears to agree with the other ducts of the genital apparatus. Epithelium nuclei are easily seen, but the muscular layers outside of these are indistinct. It is, except where distended with yolk cells, much narrower than the other tubes. At its posterior end is a thick-walled bulb (Fig. 16, 23 *LC*), lying a little to the right, between the end of the intestine and the bladder-like swollen end of the right expulsion-canal. When the foot and with it the genital glands are drawn forwards, this organ may also be drawn more ventralwards and forwards, so that it then lies under the end of the intestine 0,6 mm from the end of the body and 0,4 mm from the dorsal surface (in a sagittal section). In this case it is on a level with ovary and testis, below the septum, and more than one third the length of the animal from its posterior end. With the dorsal surface, excretory vessels, or intestine it has no connection being separated from them by parenchyma.

As to histological structure, it assumes very different aspects according to the ages of the animals under view. 1) In young animals, before the sexual organs are perfected, it is simply the blind end of the LAURER's canal — possessing the same structure and diameter. 2) In an animal where there are no primitive ova yet extruded into the oviduct but where the vitelline glands are already ripe, I find the following changes: Breadth of lumen 0,033 mm filled with yolk showing nuclei, nucleoli and granules. The lumen is bounded by a thin membrane exhibiting on its inner surface large nuclei with nucleoli. Outside of this membrane is a condensation of parenchyma cells for a distance round, making up the whole structure to the diameter of 0,05 to 0,06 mm. The outer wall has decidedly no epithelial nature and shows no radial arrangement from the lumen, either in cell boundaries or distribution of nuclei. It is as if small parenchyma cells round the simple tubular end of the canal, while the latter became distended with yolk, were stretched in a circular direction running round the canal and likewise flattened in a radial direction to the canal. These cells fall in an irregular position, accommodating themselves to the tensions of the contiguous parts, and shade towards their periphery more or less completely into the encircling parenchyma cells. Their nuclei, slightly more numerous than in an equal surface of the neighboring parenchyma, exhibit no appreciable difference in size, shape, or contents from those outside of the condensation. The condensed

appearance is heightened by the greater amount of protoplasm in these cells over those of the parenchyma. 3) In a section through an animal with eggs in its uterus and where sexual reproduction has been continued for some time, this body measured  $0,08 \times 0,113$  mm. Its lumen, now more irregular in shape, and not a single chamber, but presenting a more or less spongy cavernous structure, measured  $0,02 \times 0,06$ , but of course this varied in successive sections. Contents, broken up, indistinguishable masses, and numerous black globules of various sizes from small dots to the size of a nucleus. The walls are now more dense than before and exhibit no traceable cell structure. The mass, however, tends to show thick and thin places, the latter running in lines but not in a definite, regular direction. In some preparations the sections break into layers in the direction of the edge of the microtome knife, similarly to what I have seen in structures laden with albumen (e. g. the intestine of an embryo leech). Nuclei are more numerous than in the last named stage, and the whole structure presents a marked contrast to the surrounding parenchyma cells in the deep staining of its contents and numerous nuclei, while the parenchyma cells have become empty looking and, in many places, without nuclei. In another, differently preserved preparation of frontal sections, the whole organ cut horizontally through the entrance of the canal,  $0,120$  by  $0,133$  mm, while the cavity at its broadest place is  $0,043$  mm. The inner membrane (epithelium) from the canal was visible, with nuclei, while the nuclei of the thickened parts were of two kinds: — one resembling the epithelial nuclei, measuring 4 to  $5,3 \mu$ , nucleolus  $1,3 \mu$ , or no nucleolus, and then the nucleus not pale but containing dots; and a second, larger kind of nuclei, of 8 to  $9,3 \mu$  diameter, with nucleolus  $2,6 \mu$ . Many of these nuclei were longer than broad, and one I measured, was  $6,6 \times 10,6 \mu$ . The structure of the walls was indistinct but somewhat fibrous in appearance. In the lumen were a large yolk cell,  $17,3 \mu$ , in rather normal appearance and some yolk globules of muddy, disintegrated look.

A glance at PAGENSTECHER's fig. 1, tab. 4, can not fail to show that this posterior end of the LAURER's canal, with its brown contents, was known to him. VOELTZKOW was the first to trace its connection with the oviduct. It was regarded by him as a receptaculum vitelli, and the canal connecting it with the genital organs its duct. Such an organ would indeed be quite new. In the period of sexual efficacy, when the vitelline glands are large and distended with their yolk cells, and all the ducts from them filled, as well as the expanded

reservoir at the meeting of the transverse canals, when everything goes to show the unimpeded supply of yolk waiting to be made use of, it is utterly incomprehensible that the minimal quantity of yolk contained in this organ should be that required for the making of eggs. It is very unlikely that a material of such constant use should have to travel against the outflow of primitive ova, away through a narrow canal to the posterior end of the animal, and again be withdrawn under still more unfavorable conditions. Besides, we have no proof that yolk, when once in this organ, ever comes out again. The conditions are against the supposition, for the pressure from distention of the anterior ducts is in the opposite direction; in muscular contractions the pressure from the crowding together of more or less voluminous organs would be from the middle of the animal backwards; situated as it is, behind the great mass of genital and intestinal organs in the loose parenchyma, with nothing near it but the excretory vessels and a few folds of the uterus, nothing but the possession of a strong musculature of its own could again expel its contents. Moreover, the place of use of the yolk is in the opposite direction from the mouth of the unpaired yolk gland. The yolk in this organ soon becomes brownish, its cells disintegrated letting the globules free, and altogether it shows signs of abnormal changes. Most important of all is that this organ has essentially the same position as an organ of pretty constant occurrence in the Trematode group. At its proximal end this canal has the same relations to the rest of the genitalia as the LAURER'S canal of the great majority of well known Trematodes. The LAURER'S canal of other Trematodes shows so much variation in its peripheral opening that we need not be surprised to find, here, in this otherwise erratic worm, an especially peculiar modification of an organ, which, though not of primary importance to the individual, and perhaps becoming rudimentary, may yet play some role in the economy of the organism. The structure and contents of the three stages I have described seem to me only explainable upon the supposition that the protoplasmic parts of the cells that make their way into this organ become absorbed into its walls, and the parenchyma cells immediately surrounding it, while some of the insoluble nuclear contents remain behind. The cells of its walls, in the presence of this additional food supply, are excited to more vigorous growth, some of them retain their power of division, and by their increase in number, and their albuminous contents, they come to form a mass

of very different histological character from that of the surrounding parenchyma.

Since this structure ends blindly it may seem to suggest that it is rather to be regarded as a receptaculum seminis than a LAURER's canal. But it has been shown by LOOSS that the two organs, when both present, are close together and are correlative organs, the one increasing in importance as the other decreases, and that their function is in the end alike. That it is a long canal for the greater part of its course, and takes a similar direction to the equivalent structure in other Trematodes, is sufficient reason to regard it as the LAURER's canal. A receptaculum seminis having such a long neck has no analogy. Of yet greater importance in this connection is the fact that it is never found filled with sperm.

It is a wonder that VOELTZKOW, finding, as he believed, in the young animal, this canal connected with the surface, yet failed to recognize in it a LAURER's canal. This surface connection I have been unable to find; and I am of opinion that the LAURER's canal grows outwards from the rudiment of the genital glands, not inwards from the dorsal surface towards them.

---

My investigations, as yet, do not permit of an approximately complete description of the nervous system. For that more time will be required.

The post-embryonic development has occupied much of my attention; but since the morphology was first to be written, and since it has taken so much of my time, I have not been able to get the rest ready for publication. I hope that, in the meantime, I may have access to more material, and consequently be able to deal more satisfactorily with some of the obscure but interesting points.

The work here presented was done in the Zoological Laboratory of the University of Leipzig, between Oct. 1894 and Oct. 1895. I take this opportunity of expressing my sincere thankfulness to Herrn Geheimrath Prof. Dr. LEUCKART for the continuous and deep interest he took in the progress of my work, and for the valuable assistance, and enthusing influence he exercised, both in my study of *Aspidogaster* during the last two "semesters", and in directing my studies in the embryology of Gastropoda and Hirudinea during the two previous "semesters".

To Dr. LOOSS I am also deeply indebted for the use of books, and for suggestions, and instruction in manipulations.

---

### Literature.

---

Excepting the works of VON BAER, AUBERT, HUXLEY and VOELTZKOW, the writings here quoted consist, so far as *Aspidogaster* is concerned, of only a few statements, paragraphs, or pages each.

- 1827. VON BAER, Beiträge zur Kenntniss der niedern Thiere, in: Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol., V. 13, P. 2, p. 525—555.
- 1828. — Zurechtweisung RASPAIL's sc., in: Isis, p. 671—678.
- 1828. BLAINVILLE, in: Dictionnaire des sciences naturelles, V. 57, p. 584.
- 1829. RASPAIL, Antwort an VON BAER wegen Aspid., in: Isis, p. 556—564.
- 1829. GUÉRIN-MENEVILLE, Icon. Regn. An., tab. 2, fig. 2, 2 a, b.
- 1832. NORDMANN, Mikrographische Beiträge, Heft 2, p. 75.
- 1836. CUVIER, Le règne animal, 3. éd., V. 3, p. 357.
- 1837. VON SIEBOLD, in: Arch. Naturg., Jahrg. 3, V. 2, p. 263—4.
- 1838. — Lehrbuch der vergl. Anat. der wirbellosen Thiere, p. 143, 144, 156.
- 1839. CREPLIN, Artik. Eingew. in ERSCH & GRUB. Encycl., p. 271—302, V. 32.
- 1840. NORDMANN, in: LAMARCK, Anim. sans vertèb., 2. éd., p. 613.
- 1842. STEENSTRUP, Ueber den Generationswechsel, p. 101—102.
- 1845. DUJARDIN, Histoire naturelle des Helminthes, p. 324—327.
- 1849. C. VOGT, Sur quelques habitants des Moules, in: Ann. Sc. Nat., V. 12, p. 200.
- 1850. DIESING, Syst. Helm., V. 1, p. 414—415.
- 1851. KEBER, Aspidonotus conchicola, Beiträge zur Anat. und Physiol. der Weichthiere, p. 19, 20, 66, 69, 90.
- 1851. LEDDY, Aspid. conch. Contrib. to Helm., in: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, V. 5, 1850—1851, p. 224—225.
- 1853. BAIRD, Aspid. conch. Catalog. of Entoz. Brit. Mus., p. 42.
- 1854. KEBER, Aspidonotus conch. Mikrograph. Untersuch. über die Porosität der Körper, p. 45, 46, 47, 48, 63, 71, 173.

1854. AUBERT, *Aspid. conch.*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 4, p. 249—376.
1855. — Ueber die Embryologie von *Aspid. conch.*, Leipzig.
1856. HUXLEY, *Lect. on gen. nat. history*, in: *Med. Times and Gazette*, V. 13, p. 131—194.
1856. BURMEISTER, *Zoonom. Briefe*, 1. Theil, p. 252.
1856. LEIDY, A synopsis of Entozoa, in: *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadel.*, V. 8, p. 45.
1857. — *Cotylaspis insignis. ibid.*, p. 18.
1857. LEYDIG, *Lehrbuch der Histologie*, p. 119.
1857. PAGENSTECHER, *Trematoden-Larven und Trematoden*, p. 35—36.
1857. WAGENER, *Beitr. z. Entw. d. Eingew.*, Haarlem, p. 25, 99.
1858. — *Helminth. Bemerk.*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 9, p. 383.
1858. DIESING, *Revision d. Myzhelm.*, in: *SB. Akad. Wien*, V. 32, p. 373.
1858. LEIDY, *Contr. to Helmin.*, in: *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 110.
1859. DIESING, *Nachträge u. Verbesser. z. Revis. d. Myz.*, in: *SB. Akad. Wien*, V. 35, p. 438.
1861. VAN BENEDEN, *Mémoire sur les vers intest.*, in: *Comptes Rendus Acad. Sc. Paris*.
1869. *Iconogr. Règne Animal. Les Vers et Zooph.*, tab. 17, fig. 2, 2 a, 2 b.
1876. ZELLER, *Weiterer Beitrag zur Kenntn. d. Polystomeen*, in: *Z. wiss. Zool.*, p. 239.
1876. OLSSON, *Bidrag til Scandinaviens Helm. fauna*, in: *Kgl. Svenska Vetén. Akad. Handl.*, V. 14, No. 1, p. 6.
1877. HUXLEY, *Manual Anat. Invert. Anim.*, p. 194—201.
1879. TASCHENBERG, *Syst. Monogen. Trem.* in: *Z. ges. Naturw.*, V. 52, p. 258, 259.
1880. FRAIPONT, *Recherches sur l'app. excré. des Trém.*, in: *Arch. Biol.*, V. 1, p. 6.
1883. SCHAUINSLAND, *Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden*, in: *Jen. Z. Naturw.*, V. 16.
1885. POIRIER, *Trémat. nouv. ou peu connu*, in: *Bull. Soc. Philom. Paris*, (7. Sér.) V. 10, p. 20—41, tab. 1—4. Also *Extrait du Bull. etc.*, p. 1—3.
1886. LEUCKART, *Parasites of Man*, p. 69, 70, 90, 115 (Engl. edit.).
1887. COSMOVICI, *Coup d'oeil sur la classif. d. Trém.*, in: *Bull. Soc. Medic. Nat. diu Jassi*, An. 1, No. 4.
1888. VOELTZKOW, *Aspid. conch.*, in: *Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg*, p. 249—289, tab. 1—5, fig. 1—52.
1888. HOYLE, A general sketch of the Tremat., Edinburgh, p. 17.
1890. GOTO, *On Diplozoon nippon.*, in: *J. Coll. Sc. Tokyo*, V. 4, p. 184.
1891. MONTICELLI, *Di alcuni organi di tatto nei Tristom.*, in: *Boll. Soc. Natur. Napoli*, V. 5, p. 122.
1892. — *Cotylogaster Michaelis*, in: *Festschrift 70. Geburtstag R. LEUCKART'S*.
1892. BRAUN, in: *BRONN'S Classen u. Ordnungen etc. Digenea*.
1894. GOTO, *Ectopar. Trem. of Japan*, in: *J. Coll. Sc. Tokyo*, p. 135, 168.
1894. LOOSS, *Die Distomen unserer Fische und Frösche*, p. 203.

1894. NICKERSON, On Stichocotyle etc., in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat.  
 1895. ZACHARIAS, Beitr. z. Histologie von Aspid. conch., in: Forschungs-  
 berichte Biol. Stat. Plön, V. 3, p. 83—96.  
 1895. STAFFORD, Aspid. conch. Prelim. Note, in: Zool. Anz., No. 480.

- 
1801. *Monostomum idi*, in: Cat. Ent. Wien, p. 24.  
 1819. *Monostomum idi* RUDOLPHI, Entozoorum synopsis, p. 87.  
 1834. DIESING, Aspid. limacoides, eine neue Art, in: Isis, p. 1231.  
 1835. — Aspid. limacoides (*Monostomum limacoides*), in: Medic. Jahrb.  
 d. Oest. Kais., V. 7, p. 88, 420—430.  
 1835. — in: Arch. Naturg., Jahrg. 1, p. 325.  
 1840. NORDMANN, in: LAMARCK, Hist. nat. des animaux sans vertèbres,  
 2. éd., V. 3, p. 603.  
 1845. DUJARDIN, Hist. naturelle Helmin., p. 327.  
 1857. WAGENER, in: Natuurk. Verh. Holland. Maatsch. Wet. Haarlem,  
 2. Vers., 13 Deel., p. 25, 99.  
 1876. MACDONALD, On a new genus of Trematoda, in: Tr. Linn. Soc.  
 London, (2. Ser.) V. 1, p. 209—212.  
 1888. VOELTZKOW, Aspid. limacoides, in: Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würz-  
 burg, V. 8, p. 291—293.

---

Works used, not dealing especially with *Aspidogaster*:

- LEUCKART, Parasiten des Menschen, 2. Aufl.  
 — Archigetes Sieboldi, in: Z. wiss. Zool., V. 30, Supp.  
 — Zur Entwickl. des Leberegels, in: Arch. Naturg. Jahrg. 48, 1882.  
 BRAUN, in: BRONN, Classen u. Ordnungen, Digenea, Monogenea.  
 LOOSS, Ist der LAURER'sche Canal der Trematoden eine Vagina? in:  
 Ctrbl. Bakt.  
 — Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trema-  
 toden, in: Abh. Sächs. Ges. Wiss. Jan. 1893.  
 — Amphistomum subclavatum und seine Entwicklung, in: Festschr.  
 70. Geburtst. LEUCKART 1892.  
 — Die Distomen unserer Fische u. Frösche, 1894.  
 — Beiträge zur Kennt. d. Trem., in: Z. wiss. Zool., V. 41, 1885.  
 — Recherches sur la faune paras. de l'Egypte, V. 1, 1895.  
 GOTO, Ectoparasitic Trem. of Japan, in: J. Coll. Sc. Tokyo, 1894.  
 WRIGHT, Contrib. to American Helmin., in: J. Proc. Canad. Inst., V. 1,  
 1879.  
 WRIGHT and MACALLUM, Sphyrnura Osleri, in: J. Morph., V. 1, 1887.  
 ZELLER, Ueber Entw. u. Bau von Polystomum, in: Z. wiss. Zool., V. 22,  
 1872.  
 — Untersuch. über Entw. Diplozoon, ibid.  
 WILLEMOES-SUHM, Zur Naturg. des Polystomum, ibid., V. 22, 1872.  
 HECKERT, Leucochloridium paradoxum, in: Bibl. Zool. 1889.  
 CUNNINGHAM, On Stichocotyle nephropis, Edin. 1884.  
 JÄGERSKIÖLD, Ueber den Bau des Ogmogaster plic., Upsala 1891.

- FRAIPONT, Recherches sur l'appareil excréteur des Trém., in: Arch. Biol., V. 2, 1881.
- JUEL, Beitr. z. Anat. d. Trem.-Gattung Apoblema, Stockh. 1889.
- LINSTOW, Ueber den Bau u. die Entw. des Dist. cylind., in: Arch. mikr. Anat., V. 6, 1890.
- SALENSKY, Ueber den Bau u. die Entw. der Amphilina.
- THOMAS, The life history of the Liverfluke, in: Quart. J. Micr. Sc., 1883.
- SCHWARZE, Die postembryonale Entw. d. Trem., in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1885.
- DIECKHOFF, Beitr. zur Kenntn. der ektopar. Trem., 1890.
- BRANDES, Zum feinern Bau der Trem., in: Z. wiss. Zool., V. 53, 1892.
- WALTER, Unters. über den Bau der Trem., ibid., V. 56, 1893.
- WARD, On the parasites of the lake fish, in: Proc. Amer. Micr. Soc., V. 15.
- VOM RATH, in: Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B., V. 9, H. 2: Ueber Nervenendigungen.
- BLOCHMANN u. BETTENDORF, Ueber Muskel- u. Sinneszellen der Trem., in: Biol. Ctrbl., V. 15, No. 6, 1895.
- KATHARINER, Die Gattung Gyrodactylus, in: Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, V. 10, 1895.
- SCHUBERG, Zur Histologie der Trematoden, ibid., V. 10, 1895.
-

### Explanation of Plates.

---

- A* acetabulum (alveolus),  
*AD* long. duct of vitellarium,  
*AG* yolk gland (vitellarium),  
*AR* yolk reservoir,  
*B* ends of prostate ducts,  
*C* cuticle,  
*C'* outer, hardened layer of cuticle,  
*CCM* circular subcuticular muscles,  
*CM* subcuticular muscle sheath,  
*Cn* contraction centre,  
*CO* copulatory organ (cirrus),  
*CPS* cervico-pedal pit,  
*CV* collecting vessel,  
*D* diaphragm (septum),  
*DCM* diagonal subcuticular muscles,  
*Ex* excretory vessels,  
*F* foot,  
*FV* follicles of the vitellaria,  
*G* skin gland,  
*GP* genital pore,  
*GS* genital sinus,  
*I* intestine,  
*ICM* inner circular muscles of pharynx,  
*IE* intestinal epithelium,  
*IF* fold in wall of intestine,  
*IJ* wall of inner ductus ejac.,  
*IL* line between cuticle and skin-muscles,  
*ISP* infra-septal parenchyma,  
*J* ductus ejaculatorius,  
*JC* caeca of duct. ejac.,  
*K* small nuclei (cleavage nuclei) of chromatophile cells,  
*LC* LAURER'S canal,  
*LCM* long. subcuticular muscles,  
*LF* long. mus. fibre of sucker,  
*LM* limiting membrane of sucker,  
*LR* lateral ridge of sucker,  
*M* mantle of small cells round the testis,  
*Mo* mouth,  
*My* myoblast,  
*N* nerve,  
*NC* transverse neck commissure of nervous system,  
*OCM* outer circular muscles of pharynx,  
*OJ* wall of outer ductus,  
*OO* ootype,  
*Ov* ovary,  
*P* parenchyma,  
*Pa* prostata,  
*PC* parenchyma cell,  
*PG* circum-pharyngeal glands,  
*PG'* ducts of the same,  
*Ph* pharynx,  
*PM* parenchyma muscles,  
*PN* parenchyma nucleus,  
*PS* longitudinal muscles of penis-sack,  
*PSC* circular mus. of penis-sack,  
*RM* radial mus. of pharynx,  
*RSU* receptaculum seminis uter.

<i>S</i> ventral sucker,	<i>TR</i> first transverse ridge of ventral sucker,
<i>SC</i> subcuticular cells,	<i>TS</i> triangular space,
<i>SD</i> shell gland,	<i>TV</i> transverse vitelline duct,
<i>SG</i> slime glands,	<i>U</i> uterus,
<i>SO</i> so called sense organ,	<i>uV</i> unpaired vitelline duct,
<i>SO'</i> external opening of the same,	<i>V</i> vagina (vulva),
<i>Sp</i> septa of the bulbous,	<i>VD</i> vas deferens,
<i>SSP</i> supra-septal body parenchyma,	<i>VF</i> vertical fibres in ven. sucker,
<i>T</i> testis,	<i>VG</i> vaginal glands,
<i>Tb</i> tuba,	<i>VM</i> long. muscles of vagina,
<i>TF</i> trans. fibres of ven. sucker,	<i>VS</i> vesicula seminalis.
<i>TO</i> transverse opening between expulsion (collecting) canals,	

## Plate 36.

Fig. 1. Horizontal section through the centre of the mouth-funnel, pharynx and beginning of the intestine. Outlined with camera lucida and WINKEL microscope.  $\frac{\text{ocular } 3}{\text{objective } 5} = 246$  (magnification).

Fig. 2. Transverse section through the anterior end, in the plane marked *CO* in Fig. 16.  $W \frac{3}{3} = 108$ .

Fig. 3. Median sagittal section through the anterior end.  $W \frac{3}{1} = 42$ .

Fig. 4. Vertical longitudinal section through an alveolus of sucker, in the plane marked *S* in Fig. 7.

Fig. 5. Same, in the plane marked *SG* in Fig. 2.

Fig. 6. Part of an oblique longitudinal section near the margine of the sucker.

Fig. 7. Transverse section, more anterior than Fig. 2, falling in a plane through *Ph* and *CPS* of Fig. 3.  $W \frac{3}{3}$ .

Fig. 8. Outline of *Aspidogaster* from the left side, with the larger excretory vessels.  $\times 40$ .

## Plate 37.

Fig. 9. Horizontal section through the anterior end, just above the diaphragm. Compare Fig. 3, 2.

Fig. 10. A single prostate gland, taken from Fig. 9, near the anterior end of the bulbous, on the right side.

Fig. 11. Transverse section in the region of the testis. By contraction of the animal the anterior end of the testis and the posterior end of the ovary have come to lie in the same plane.  $W \frac{3}{1} = 42$ .

Fig. 12. Transverse section more anterior than Fig. 11.

Fig. 13. Anterior end of ventral sucker as seen from below.

Fig. 14. Horizontal (surface) section of a marginal alveolus.

Fig. 15. Portion of the right half of the excretory system (blue in Fig. 8) with a few branches followed to their termini in funnel organs. Ciliary organs of vessels not represented. Outlines of ovary and testis.

## Plate 38.

Fig. 16. Genital system, as seen from above, partly diagrammatic. Uterus and yolk follicles left out. 16' Section of posterior end of bulbus to represent the folding of the outer ductus.

Fig. 17. Transverse section of penis apparatus, through the anterior end of the papilla.  $W \frac{3}{5} = 246$ .

Fig. 18. Same, through broadest part of bulbus, posterior to section 17. Compare Fig. 9.  $W \frac{3}{7} = 480$ .

Fig. 19. Part of a horizontal section between outer cuticle and diaphragm, between *C* and *D* of Fig. 9, and in the plane *PM* of Fig. 2.

Fig. 20. Four skin glands. The first opening through the cuticle and with a drop of secretion at its mouth.

Fig. 21. Part of a cross section, from the right side where the diaphragm joins the body wall.

Fig. 22. Infra-septal genital organs as drawn from a compressed, young *Aspidogaster*.

## Plate 39.

Fig. 23. Horizontal section through the posterior end. Compare Fig. 8.

Fig. 24. Three capillaries with their funnel organs and nuclei of funnel cells. Two ciliary organs in a large vessel. First tri-radiate division of the excretory system.

Fig. 25. Portion of vitelline gland as seen in a living animal.

Fig. 26. Portions of two dorso-ventral parenchym muscles towards posterior end of animal.

Fig. 27. Testis from a sagittal section.

Fig. 28. Transverse section of pharynx.

Fig. 29. Some cells of the testis, taken from a horizontal section. Two large ova-like cells.  $W \frac{3}{14}$  (Immersion). A spermatozoon pressed out of a transsected living animal.

Fig. 30. Portion of the posterior end of a vitelline gland, from a longitudinal section.  $W \frac{3}{3}$ .

Fig. 31. a) Four subcuticular cells. b) A large gland cell seen in a middle alveolus of the sucker, its neck pointing towards the margin. From living animal.

Fig. 32. Yolk-cells, from sections.

Fig. 33. Outlines of cross sections through the posterior end, 1, 5, 10, 20 the number of the sections from the end.

All transverse sections are viewed from the posterior face, so that all organs have their normal positions.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# Untersuchungen zur Neurologie der Acephalen.

## I. Ueber das Nervensystem des Mantels von *Macra elliptica* Brown.

Von

**T. Freidenfelt** in Lund.

---

Hierzu Tafel 40 u. 41.

Während eines Aufenthalts auf der Zoologischen Station Kristineberg in Bohuslän im Sommer 1895 prüfte ich die vitale Methylenblaufärbung EHRlich's an mehreren Mollusken, zumal Lamellibranchiaten. Die Versuche fielen sehr verschieden aus. Es ergab sich, dass mehrere unter den mir zur Verfügung stehenden Thieren der Methode anscheinend ganz unzugänglich waren. So z. B. konnte ich bei *Mytilus* und *Modiola* keine Nervenfärbung erzielen (nur die Endanschwellungen der Neuroepithelzellen färbten sich in der Regel), obwohl ich eine Menge Thiere nach verschiedenen Modificationen der Methode behandelte. Es gelang mir jedoch, ein für diese Färbung günstiges Object zu finden, nämlich die *Macra elliptica* BROWN. Da es sich wegen der kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, als nothwendig erwies, das Untersuchungsgebiet eng zu begrenzen, studirte ich vorwiegend das periphere Nervensystem. Die Beobachtungen über das centrale Nervensystem sind noch zu lückenhaft, um besprochen zu werden. Sie sollen aber bald aufgenommen und fortgeführt werden.

Die zur Anwendung gebrachte Methode war ganz einfach: ich legte die aus ihren Schalen herausgenommenen Thiere in eine Methylenblaulösung. Ich gebrauchte ausschliesslich Lösungen, die mittels Meereswasser hergestellt waren, d. h. ich mischte gewöhnlichem Meereswasser eine Lösung von Methylenblau in destillirtem Wasser bei. Die Färbung trat bei sehr verschiedener Concentration der

Lösung ein, nur war natürlich ein um so längeres Liegen in der Flüssigkeit nöthig, je verdünnter diese war. Am besten gelang die Färbung, wenn die Flüssigkeit tief himmelblau gefärbt war. Eine maximale Färbung trat dann gewöhnlich in zwei oder mehreren Stunden ein. Dass durch nachherige Lufteinwirkung die Färbung verstärkt oder die Differenzirung derselben eine schärfere wurde, wie es von den meisten Forschern auf diesem Gebiet angegeben wird und auch nach meinen eignen Beobachtungen bei andern Objecten (*Hirudo*, Polychäten u. s. w.) der Fall ist, konnte ich hier nicht wahrnehmen. Aber es zeigte sich, dass auch hier für die Erhaltung der Färbung Luftzutritt unumgänglich nothwendig war; denn sie verblasste innerhalb 10—15 Minuten oder noch schneller, wenn ein Deckgläschen aufgelegt wurde. Fixirung mit Ammoniumpikrat gab schlechte Resultate. Die Contouren der Nervenfasern wurden undeutlich, halb ausgewischt. Ich versuchte alsdann die neue BETHE'sche Fixirung mit molybdänsaurem Ammon und Wasserstoffsuperoxyd<sup>1)</sup>, mit der ich kurz vorher durch die Güte des Herrn Prof. G. RETZIUS bekannt geworden war. Diese Methode lieferte ausgezeichnete Resultate. Aber es ergab sich als nothwendig, die Alkoholbehandlung möglichst zu verkürzen. Denn in vielen Fällen, wo ich meine Objecte einer zwölfstündigen Alkoholeinwirkung ausgesetzt hatte, war die Färbung ganz oder theilweise verblichen. Es scheint, als ob die Alkoholbehandlung, wenigstens bei dünnen und leicht durchdringlichen Objecten, nicht über 6—8 Stunden hinausgezogen werden darf. Die Präparate scheinen sich recht gut zu halten; wenigstens sind die meinigen noch jetzt fast eben so gut wie Anfangs.

Bei der relativ geringen Dicke des Mantelrandes von *Macra elliptica* ist es nicht nothwendig, Schnitte zu machen. Ich habe im Allgemeinen den ganzen, in Canadabalsam eingeschlossenen Mantelrand von oben her betrachtet; man kann so die Verhältnisse weit besser studiren als an Schnitten, wo die Neuronen nothwendiger Weise stets mehr oder weniger verstümmelt sind. Um die mittels der Methylenblau-Methode gewonnenen Resultate möglichst zu controliren, habe ich nachträglich den Mantelrand von *Modiola*, *Mytilus* und *Macra* nach GOLGI behandelt. Aber obgleich ich alle gebräuchlichen Formen der Methode verwendet habe (das langsame, gemischte und schnelle Verfahren GOLGI's, die doppelte Methode

1) A. BETHE, Studien über das Centralnervensystem von *Carcinus maenas*, nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation, in: Arch. Mikr. Anat., V. 44, p. 573.

von RAMÓN Y CAJAL, SMIRNOW'S Modification etc.) und dabei sowohl frische Objecte als in Formol von verschiedener Concentration aufbewahrte gebraucht habe, so ist das Resultat doch stets ein negatives geblieben. Ich muss mich daher ausschliesslich auf die EHRlich'sche Methode stützen. Bevor ich indessen über meine eigenen Befunde Bericht erstatte, will ich eine Uebersicht der bereits vorliegenden Untersuchungen auf diesem Gebiet geben.

Die ersten umfassenden Untersuchungen über das Nervensystem der Muscheln sind die von DUVERNOY 1841—1852 ausgeführten <sup>1)</sup>. Zwar waren schon früher einige Arbeiten über diesen Gegenstand erschienen, aber Theils behandelten sie einzelne Gattungen oder Species, Theils nur Abschnitte des Nervensystems und waren überhaupt unvollständig und wohl auch irrig. DUVERNOY dagegen hat Muscheln aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen untersucht. Er weist nach, dass das Nervensystem des Mantels nach zwei Typen gebaut sein kann. Der eine, der monocirculäre Typus, welcher für die Monomyarier und für *Pinna* charakteristisch ist, hat einen selbständigen, gangliösen, einen geschlossenen Kreis bildenden Mantelrandnerven, der durch zahlreiche Nerven mit den Visceral- und Cerebralganglien in Verbindung steht. Bei dem andern, dem bicirculären Typus, den DUVERNOY allen andern Acephalen zuschreibt, ist der Mantelrandnerv nicht selbständig, sondern entsteht durch Vereinigung eines vom Cerebralganglion kommenden Nerven (le nerf palléal antérieur) und eines, der vom Visceralganglion seinen Ursprung nimmt (le nerf palléal postérieur). Auf diese Weise kommt in jedem Mantellappen ein Nervenbogen zu Stande. DUVERNOY hat indessen bei höchst wenigen von seinen Untersuchungsobjecten diesen Nervenbogen vollständig gesehen und abgebildet. In seiner 19. Monographie <sup>2)</sup> schildert er das Nervensystem von *Mactra semistriata*. Nachdem er die grosse Uebereinstimmung desselben mit dem von *Cytherea complanata* (welches er vorher schildert) erwähnt hat, sagt er von den Innervationsverhältnissen des Mantels wörtlich <sup>3)</sup>: „Chacun de ces ganglions [les ganglions antérieurs ou buccaux des Verfassers = Cerebropleuralganglien] fournit en avant et en dehors un nerf palléal antérieur assez considérable, qui traverse l'adducteur, le contourne le long du bord

---

1) DUVERNOY, Mémoires sur le système nerveux des Mollusques acéphales lamellibranches ou bivalves, in: Mém. Acad. Sc., V. 24, 1854.

2) l. c. p. 127.

3) p. 128.

musculaire du manteau, s'y divise en deux branches, et s'y perd en se prolongeant assez loin. Une autre branche, qui se détache de ce nerf avant sa division, contourne le muscle adducteur antérieur, et suit le bord musculaire du manteau du sens inverse des branches précédentes, c'est à dire en remontant vers la face dorsale. — — —

En arrière, le ganglion postérieur ne donne qu'un seul tronc, le nerf palléal postérieur — — — —. La première branche qui s'en détache en dedans se porte, comme toujours, directement en arrière, traverse le muscle adducteur, et se termine dans le tube supérieur du manteau. La petite branche qu'il produit un peu plus en arrière et en dehors, va se perdre, en suivant cette direction et après un court trajet, dans le bord musculaire du manteau. — Une branche qui suit la direction du tronc primitif d'avant en arrière, et qui pourrait être considérée comme une bifurcation de ce tronc, s'incline ensuite un peu en dedans, et se termine par deux rameaux qui se perdent, l'un dans la partie supérieure du tube inférieur, l'autre dans sa face inférieure.

Cette même branche, aussitôt qu'elle est détachée du tronc principal, en produit une autre qui se porte directement en dedans et en haut, et va se perdre dans le petit appendice de la lèvre inférieure du tube supérieur. — Après avoir produit ces différents nerfs le tronc principal se prolonge encore le long du bord musculaire du manteau, et s'y termine par une bifurcation.“

Ich habe die DUVERNOY'sche Darstellung ausführlich wiedergegeben, weil sie unsere ganze bisherige Kenntniss von der Innervirung des Mantels bei dem Genus *Mactra* zusammenfasst. In seiner grossen Arbeit über den Mantelrand der Acephalen <sup>1)</sup> sagt nämlich RAWITZ, der letzte, der über dieses Thema geschrieben hat, vom Nervensystem der *Mactra stultorum*: „Da es in nichts von dem der *Mactra semistriata* abweicht, so kann ich hinsichtlich dieser Art einfach auf die DUVERNOY'sche Auseinandersetzung hinweisen“ <sup>2)</sup>.

RAWITZ constatirt übrigens für *Mactra stultorum* und *helvacea* dasselbe wie DUVERNOY für *Mactra semistriata*, nämlich die grosse Uebereinstimmung in der Configuration des Nervensystems mit dem von *Cytherea complanata*. Da weder DUVERNOY noch RAWITZ irgend welche Abbildung des Nervensystems von *Mactra* geben, habe ich

1) B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen, in: Jen. Z. Naturw., V. 22, 24, 27.

2) a. A. Dritter Theil, V. 27, p. 117.

eine Copie der DUVERNOY'schen Abbildung des Nervensystems von *Cytherea complanata* beigegefügt.

Ueber das Verhalten des Nervus pallialis posterior bei *Macra elliptica* habe ich nichts mitzutheilen. In wie weit die DUVERNOY'sche Darstellung des Verlaufs dieses Nerven bei *Macra semistriata* auch für *M. elliptica* zutrifft, muss ich daher ganz unentschieden lassen. Ueberhaupt sind Fibrillen in den Nerven nur in seltenen Ausnahmefällen gefärbt. Diese sind also, bei vollständiger Farblosigkeit, in den Methylenblau-Präparaten äusserst schwer zu verfolgen. In der schematischen Fig. 2 habe ich den Verlauf des Nervus pallialis anterior und seiner Aeste eingezeichnet, so weit ich sie habe verfolgen können; dass es nur unvollständig gelungen ist, geht aus der Figur hervor. Etwas bessere Auskunft über das Verhalten dieses Nerven haben Objecte gegeben, welche mittels der HERTWIG'schen Methode (Osmium-Essigsäurefixirung, Aufbewahrung in verdünntem Glycerin) behandelt worden waren. Fig. 3 ist nach einem so behandelten Präparat gezeichnet. Es scheint, als ob bedeutende individuelle Verschiedenheiten im Verlaufe und in der Verzweigung des genannten Nerven beständen. Leider sind die Nerven fast nur so weit geschwärzt, wie sie in den dünnern, nicht musculös verdickten Theilen des Mantels verlaufen. Ueber ihr Verhalten im Mantelrande giebt daher auch diese Methode keine Aufschlüsse. Es ist wohl auch deswegen, dass der Nervus pallialis posterior nie geschwärzt worden ist.

Sehen wir jetzt, wie es sich mit der Kenntniss der Neuroepithelien im Mantelrande der Acephalen verhält. Nachdem schon CLAPARÈDE<sup>1)</sup>, LEYDIG<sup>2)</sup> und vor allen BOLL in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus“<sup>3)</sup> das Vorkommen von haartragenden Sinneszellen in der Haut verschiedener Mollusken nachgewiesen hatten, unterwirft sie W. FLEMMING 1869—1870<sup>4)</sup> einer umfassenden und eingehenden Untersuchung. Er beschreibt sie, ausser bei einigen Gastropoden wie *Helix*, *Planorbis*, *Limnaeus* und *Neritina*, vorwiegend bei den Acephalen, welche die vorhergehenden Forscher in dieser Hinsicht unberücksichtigt gelassen hatten. Nach ihrer Form bezeichnet FLEMMING die Neuroepithelzellen als „Pinsel-

1) in: MÜLLER's Archiv, 1857.

2) Lehrbuch der Histologie, 1857.

3) in: Arch. Mikr. Anat., Suppl. zu V. 5, 1869.

4) Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken, in: Arch. Mikr. Anat., V. 5, 1869, p. 415, und Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken, ibid. V. 6, 1870, p. 439.

zellen“. Er beschreibt sie als Gebilde, welche aus einer untern, zwiebel förmigen Anschwellung und aus einem obern, dieser mittels eines Stiels aufsitzendem Köpfchen von kugliger oder spindelförmiger Gestalt bestehen. Das Köpfchen trägt in der Regel (eine Ausnahme bildet *Mya truncata* und, wie RAWITZ später constatirt hat, auch *Solen siliqua*, *S. ensis* und *Mactra*) eine Anzahl frei hervorragender Haare, Sinneshaare. Die zwiebel förmige Anschwellung, die gewöhnlich in oder dicht unter dem Epithel liegt, jedoch in vielen Fällen, wie der Verfasser auf Grund der Länge des obern Theils der Zelle vermuthet, ihren Platz bedeutend unterhalb desselben, im subepithelialen Bindegewebe haben muss, enthält den immer deutlichen Kern. Von dieser Anschwellung entspringt eine feine variköse Nervenfasern.

In seiner zweiten Arbeit untersucht FLEMMING vorwiegend das Verhältniss der Neuroepithelzellen zu den Nerven. Er weist nach, dass in den Papillen des Mantelrandes von *Mytilus* zahlreiche Nerven „mit eingelagerten Ganglienzellen“ verlaufen. Er konnte die Ausläufer der kernführenden Theile der Neuroepithelzellen in Nerven hinein verfolgen, eben so die Schäfte der Pinselzellen, falls ihre Kerntheile nicht sichtbar waren. Er fasst demnach (und das war ja, wie RETZIUS<sup>1)</sup> hervorhebt, die damals allgemein herrschende Anschauung von den Sinneszellen) die Pinselzellen als Endigungen der von centralen Ganglien herkommenden Nervenfasern auf. „Die meisten derselben (der Nervenausläufer) haben dicht unter den Füßen des Epithels ihre letzte Zelle eingelagert, und dann findet sich auch kein Kern sonst, welcher der Pinselzelle entspräche; es wird also jene letzte Nervenzelle als der verdickte Kerntheil des Neuroepithels anzusprechen sein. — Nur die Minderzahl der Endfasern ist ohne eingelagerte Ganglienzellen“<sup>2)</sup>.

Im Jahre 1886 schreibt DROST über das Nervensystem von *Cardium edule*<sup>3)</sup>. Seine Resultate bezüglich der Sinnesepithelien fasst er in folgender Weise zusammen<sup>4)</sup>: „*Cardium edule* hat vier verschiedene Sinnesepithelien, zwei localisirte und zwei über die Körperfläche ausgebreitete. Es besitzt erstens das pigmentirte, lichtempfind-

1) Ueber die neuen Principien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems, in: Biol. Unters., N. F. V. 4, p. 52.

2) FLEMMING, in: Arch. Mikr. Anat., V. 6, p. 458.

3) KARL DROST, Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel etc., Inaug.-Diss. zu Kiel 1886, Separat-Abdruck aus: Morph. Jahrb., V. 12.

4) l. c. p. 21.

liche Sinnesepithel an der Wölbung unterhalb der Cirrenspitzen, zweitens das aus Stützzellen und den äusserst langhaarigen Sinneszellen zusammengesetzte Organ, welches in einer Einsenkung der Cirrenspitze gelegen ist; es besitzt drittens die normalen Pinselzellen mit den sehr kurzen Härchen und schliesslich die breitköpfigen Pinselzellen mit den längern Härchen, welche durch die Cuticulawärzchen vorragen“. Die basalen Theile beider letztgenannten Formen, die stets unterhalb des Epithels lagern, stehen mit Nervenfasern in Verbindung.

Die letzten Untersuchungen über die Sinnesepithelien der Muscheln hat RAWITZ in seiner umfassenden Arbeit über den Mantelrand der Acephalen angestellt. Im dritten Theile derselben behandelt er unter andern Siphoniaten auch zwei Mactriden, *Mactra stultorum* L. und *M. helvacea* CHEMN. Beide Arten sollen in ihrem histologischen Verhalten fast ganz übereinstimmen.

Ehe ich indessen auf die histologischen Verhältnisse näher eingehe, will ich eine Darstellung der mehr makroskopisch wahrnehmbaren Verhältnisse geben, wobei *Mactra elliptica* zu Grunde gelegt werden soll. *M. stultorum* und *helvacea* verhalten sich, nach der Beschreibung von RAWITZ zu urtheilen, in den Hauptzügen ähnlich. Um Weitläufigkeit zu vermeiden, sehe ich bei dieser Darstellung von seiner Schilderung ab.

Bei Betrachtung des Mantelrandes von innen her erscheint er wie gezähelt. Dieses Aussehen rührt von Papillen her, die in einer Längsreihe, dem Mantelrand entlang, geordnet sind. Sie stehen aber nicht auf dem äussersten Rande des Mantels, der von der Epicuticula bedeckt ist und sich der Schale anschliesst, sondern sind Erhebungen an einer Leiste, die etwa 0,17 mm innerhalb des äussersten Mantelrandes verläuft.

Die Papillenreihen jedes Mantellappens setzen sich auch auf die Siphonen fort, was für das Verständniss der Entstehung dieser sehr instructiv ist. Die Siphonen sind ja durch Verwachsung der beiderseitigen Mantelränder entstanden, und es ist interessant, zu sehen, wie auch hier, bei so gut ausgebildeten Siphonen, die Spuren jener Entstehung noch so deutlich sind. Längs dem obern Rand des Analsiphos und längs dem untern Rand des Branchialsiphos läuft nämlich eine Rinne, an deren Boden beiderorts eine Papillenreihe der ganzen Länge der Siphonen nach hinläuft. Die Ränder der Rinnen sind verdickt und in Falten gelegt. Querschnitte zeigen, dass die äussere Ringmuskelschicht der Siphonen an diesen beiden einander diametral gegenüber gelegenen Längsstreifen unterbrochen ist und

dass die Papillen der innern Ringmuskelschicht aufsitzen. Der Rücken des Analsiphos repräsentirt natürlich den ausgezogenen hintersten Theil des Mantels, und die hier verlaufende Papillenreihe ist also eine directe Fortsetzung der am Mantelrand verlaufenden, die von der Ausziehung mit betroffen und dabei nach aussen gedrängt worden ist. Die Rinne längs des untern Randes des Branchialsiphos ist dagegen offenbar die durch die Verwachsung der beiderseitigen Mantelränder zur Bildung dieses Siphos entstandene Naht, und die in der Naht verlaufende Papillenreihe ist das in den Siphon ausgezogene und nach auswärts gedrängte Product der Verschmelzung der Reihen der beiden Mantelränder. An der zweiten Verwachsungsstelle der Mantellappen dagegen, an dem Septum zwischen den Siphonen, haben sich solche Spuren der Entstehung nicht erhalten. An der Aussenfläche der Siphonen sind die Papillen unter der diese rings bedeckenden Epicuticula verborgen. Die Papillenreihen setzen sich an der Mündung der Siphonen in einen diese rings umziehenden Gürtel fort. Die Siphonmündungen werden innerhalb dieses Gürtels noch von zahlreichen andern Papillen umkränzt, die bedeutend länger und schmaler, fast fingerförmig sind <sup>1)</sup>).

Von beiden Enden des Fusschlitzes her, wo sie kegelförmig sind, werden die Papillen allmählich unregelmässig breiter und niedriger, um schliesslich gegen die Mitte gewöhnlich fast ganz verwischt zu werden. Etwa 0,7—0,9 mm weiter nach innen von der Leiste läuft, ebenfalls dem Mantelrand entlang, ein Wulst, der bei einer maximalen Höhe von 0,17 mm etwa 0,3 mm breit ist. Nach hinten wird er breiter und flacht sich mehr und mehr ab, um schliesslich, und bevor sich die Mantelränder zur Bildung der Siphonen vereinigen, zu verschwinden. Nach vorn flacht er sich ebenfalls ab und verschwindet nahe dem vordern Rand des Fusschlitzes.

In der Falte, d. h. in dem nach aussen von der papillenführenden Leiste liegenden äussersten Theil des Mantelrandes von *Mactra stultorum* sind, sagt RAWITZ, (an Schnitten) die Sinneszellen als sehr schmale Gebilde mit intensiv gefärbten, stäbchenförmigen Kernen kenntlich <sup>2)</sup>. Ebenso heisst es von den Papillen: „Die Sinneszellen,

---

1) Dass sich bei *M. stultorum* und *helvacea* Papillen an den Längswänden der Siphonen finden, erwähnt RAWITZ mit keinem Worte. Sollte es dort nicht der Fall sein?

2) Dritter Theil, in: Jen. Z. Naturw., V. 27, p. 140.

kenntlich wie überall durch ihre schmale Gestalt und ihre stäbchenförmigen Kerne, sind sehr zahlreich“<sup>1)</sup>).

Leider giebt RAWITZ keine Abbildungen von diesen Sinneszellen. Aus seinen Beschreibungen und Figuren von andern Objecten, z. B. von *Venus gallina*<sup>2)</sup>, wo er die Sinneszellen in den Siphonalpapillen mit fast denselben Worten beschreibt wie bei *Mactra stultorum*, geht jedoch hervor, dass hier gleich wie dort Zellen vorliegen würden, die nicht die Form der FLEMMING'schen Pinselzellen hätten, sondern gewöhnlichen, schmal-cylindrischen Epithelzellen ähnlich sähen. Nachdem ich die Sinneszellen von *M. elliptica* nach meinen eignen Beobachtungen geschildert habe, werde ich auf die RAWITZ'schen Sinneszellen zurückkommen. An Schnitten durch den nach gewöhnlichen Methoden gehärteten und gefärbten Mantelrand von *M. elliptica* sind die Sinneszellen gar nicht zu erkennen, warum, wird aus der folgenden Beschreibung hervorgehen. Im voraus sei bemerkt, dass sich bei *M. elliptica* dasselbe Verhalten wie bei *M. stultorum* und *helvacea* findet, dass nämlich Wimpern und Sinneshaare am ganzen Mantelrand sowie an den Papillen der Siphonen fehlen.

Bei Betrachtung der Papillen des Mantelrandes oder, allgemeiner ausgedrückt, der papillenführenden Leiste, in einem gelungenen Methylenpräparat von *M. elliptica*, von oben her, sieht man zunächst ein Gewirr von feinen Fibrillen. Wegen des zuweilen ausserordentlichen Reichthums an gefärbten Fibrillen kann es, zumal in den Fällen, wo Färbung oder Fixirung weniger gut ausgefallen sind, so dass sich Farbenklumpen gebildet haben etc., mit grossen Schwierigkeiten verbunden sein, den Verlauf der einzelnen Fibrillen zu verfolgen. Hier wie im Allgemeinen sowohl bei den nach der EHRLICH'schen als den nach der GOLGI'schen Methode gewonnenen Präparaten sind diejenigen am instructivsten, wo nur wenige Zellen resp. Fibrillen gefärbt sind. Eine vergleichende Untersuchung einer Menge von Präparaten zeigt, dass in den Papillen nicht weniger als drei Systeme von Fibrillen vorhanden sind. Wir werden uns zunächst nur mit einem derselben beschäftigen; es sind das die in der Regel in den Papillen gefärbten Fibrillen.

Die hierher gehörenden Fibrillen verlaufen im grossen Ganzen quer, senkrecht zum Mantelrand, d. h. in den Papillen der Länge nach.

---

1) l. c. p. 141. Isolationen scheint er bei *Mactra* nicht gemacht zu haben.

2) a. a. O. p. 80, fig. 31.

Verfolgt man diese Fibrillen nach innen, so zeigt es sich, dass sie nichts anderes sind als Ausläufer bipolarer Zellen, die, gewöhnlich etwa 50—70  $\mu$  von der Leiste entfernt, im Mantelrand liegen. Doch ist ihre Lage keineswegs eine constante. Zuweilen rücken sie in die Leiste, beziehungsweise in die Papillen bis nach deren Mitte hinauf, zuweilen weiter von der Leiste nach innen.

Diese Zellen sind offenbar die sensiblen Nervenzellen, den kernführenden Theilen der FLEMMING'schen „Pinzelzellen“ homolog. Sie stimmen auch mit den von RETZIUS<sup>1)</sup> beschriebenen Sinneszellen der Limacinen fast völlig überein.

Die Ausläufer der Zellen sind gewöhnlich von deren Körper nicht scharf abgesetzt. Der Kern erscheint in den Fällen, wo er durch eine tiefere Farbe vom Plasma der Zelle unterscheidbar ist, als ein birnförmiger oder ovaler Körper von im Verhältniss zum Zellkörper beträchtlicher Grösse. Gewöhnlich nimmt er anscheinend die ganze Breite der Zelle ein, während er distal- und proximalwärts meistens nicht bis an die Abgangsstelle der Ausläufer reicht. Doch erscheint der Kern nur ausnahmsweise vom Protoplasma der Zelle scharf abgesetzt. Bei wenig gelungener Tinction erscheint die ganze Zelle als ein tiefblaues Klümpchen. Aber auch in Präparaten, wo die Tinction sonst eine sehr gute war und die Differenzirung von Plasma und Kern in vielen Zellen sehr deutlich hervortrat, erschienen viele andere ganz homogen und wie die Kerne jener Zellen gefärbt. Da sie zumal in der Grösse mit den Kernen jener völlig übereinstimmten, kam es mir vor, als wäre in ihnen nur ein Kern vorhanden, d. h. als ob das Plasma so zu sagen in die Ausläufer hinübergewandert wäre. Man muss wohl annehmen, dass auch hier eine dünne Plasmaschicht den Kern umgiebt, aber bei der angewendeten Methode und mit den Vergrösserungen, die sie gestattet, ist das nicht zu erkennen.

Der distale Ausläufer ist, wo nur einer vorhanden ist, dicker als der proximale, er behält während seines ganzen Verlaufs seine ursprüngliche Dicke. Doch ist keineswegs immer der distale Ausläufer einzig und ungetheilt. Zuweilen gehen deren zwei vom Zellkörper aus, zuweilen (und das ist der gewöhnliche Fall) spaltet sich früher oder später der ursprünglich einfache Fortsatz in zwei. In Fig. 8 bei \* ist ein Ausnahmefall dargestellt, wo zwei Ausläufer vom Zellkörper nach aussen gehen, von denen der eine ursprünglich proximal ist,

---

1) G. RETZIUS, Das sensible Nervensystem der Mollusken, in: Biol. Unters., N. F. V. 4, p. 11.

d. h. vom proximalen Ende der Zelle ausgeht, gleich von Anfang an aber die Richtung nach der Peripherie einschlägt. Die Theilungsäste können entweder einander gleich sein, oder der eine erscheint als ein Zweig des andern und ist zuweilen fast unmessbar dünn. Die distalen Ausläufer gehen, wie gesagt, in die Leiste und in deren Papillen hinein. Meistens sind sie bis nahe an das Epithel zu verfolgen, bisweilen hören sie (d. h. ihre Färbung) schon früher auf. Ob auch in der That gewisse unter ihnen schon im Bindegewebe endigen, ohne an das Epithel oder zwischen dessen Zellen vorzudringen, lässt sich gegenwärtig nicht entscheiden. Am wahrscheinlichsten ist es ja, dass die Ausläufer zwischen den Epithelzellen bis an die Cuticula vordringen. Es würde also auf einer Unvollkommenheit der Färbung oder vielleicht der Fixirung beruhen, dass ihre letzte Endigung nicht wahrzunehmen ist. In ein paar Fällen ist es mir jedoch gelungen, die Endigung der Ausläufer deutlich zu sehen. Fig. 7 stellt einen solchen Fall dar. Man sieht, wie der distale Ausläufer der an der Basis einer Papille gelegenen Nervenzelle in das Epithel der Papille eindringt, wo er auf der halben Höhe der Epithelzellen eine variköse Anschwellung zeigt und dicht unter der Cuticula endigt.

Der proximale Ausläufer bleibt entweder ungetheilt oder spaltet sich, wie wohl in den meisten Fällen, früher oder später, zuweilen gleich beim Ausgang von der Zelle, in zwei. Die proximalen Ausläufer verlaufen gewöhnlich nicht bis zum Ende gerade nach innen, sondern biegen seitwärts ab, so dass ihr letzter, übrigens geschlängelter Verlauf dem Mantelrand mehr weniger parallel ist. Die Aeste der gespalteten weichen dabei aus einander, wodurch oftmals eine regelrechte RAMÓN Y CAJAL'sche Y-Theilung zu Stande kommt. Anfangs etwa  $2\ \mu$  dick, verjüngen sie sich allmählich, um schliesslich ganz unsichtbar zu werden. Ihre Länge ist sehr ungleich und schwankt zwischen 70 und  $150\ \mu$ . Alle diese Ausläufer endigen also im Raum zwischen der Papillenleiste und dem Längswulst.

Die Länge der Sinneszellen beträgt  $7,5\text{--}10\ \mu$ , ihre Breite  $3\text{--}5\ \mu$ ; der periphere Fortsatz ist etwa  $2\ \mu$  dick.

Die oben gegebene Schilderung der Sinneszellen bezieht sich ausschliesslich auf die in der Papillenleiste des Mantelrandes befindlichen. In derselben finden sie sich vom vordern bis zum hintern Ende der Mantelränder des Fusschlitzes. Sinneszellen sind freilich auch weiter nach innen im Mantelrand sowie an andern Orten an der Oberfläche des Thieres vorhanden, aber, wie es scheint, sind sie nirgends so zahlreich wie in der Papillenleiste. — In den die Siphomündungen um-

gebenden Papillen dürften die Sinneszellen ebenso zahlreich sein; eigenthümlicher Weise gelang jedoch hier die Färbung nur ein einziges Mal. Es waren in einigen der oben (S. 550) geschilderten, die Siphomündungen innen umgebenden, fingerförmigen Papillen mehrere, etwa an der Mitte der Papille gelegenen spindelförmigen Zellen gefärbt, die übrigens auch in Bezug auf ihre peripheren Ausläufer, soweit das entschieden werden konnte (eine Fixirung konnte leider nicht vorgenommen werden), mit den Sinnesnervenzellen im Mantelrand völlig übereinstimmten. Ihre centralen Ausläufer liessen sich nur bis zum Grund der Papille verfolgen; wo und wie sie endeten, war nicht zu sehen. Ob in den Papillenlängsreihen an den Siphonen Sinnesnervenzellen vorkommen, muss ich unentschieden lassen. Ueberhaupt sind in den Siphonen weder diese noch irgend eine andere Art von Nervenzellen oder -fibrillen gefärbt worden, obgleich ich vielfache Versuche mit Imbibition und Injection, auch nach Abziehen der Epicuticula, gemacht habe.

Es ist oben (S. 551) bemerkt worden, dass an den nach gewöhnlichen Methoden gefärbten Schnitten durch den Mantelrand die Sinneszellen nicht zu erkennen sind. Das dürfte jetzt ohne weiteres verständlich sein; bei der Zartheit, der Länge und dem oftmals schiefen Verlauf der peripheren Ausläufer, bei der Lagerung des Zellkörpers selbst im innern Gewebe, wo auch Zellen von anderer Natur vorhanden sind, wäre es nur in einem ganz besondern Ausnahmefall möglich, in solch einem Schnitte eine ganze Sinnesnervenzelle zu sehen.

Es erübrigt noch die Frage nach den von RAWITZ bei *Maetra stultorum* beschriebenen Sinneszellen. Sind sie in der That Sinneszellen oder nicht? Es scheint mir am wahrscheinlichsten, dass sie es sind; zwar würde man an zwei einander so nahestehenden Formen wie *M. stultorum* und *M. elliptica* keinen bedeutendern Unterschied im histologischen Bau erwarten, aber gerade in der Gestaltung der Sinneszellen besteht, wie besonders die schönen Untersuchungen von FLEMMING gezeigt haben, grosse Mannigfaltigkeit. Es ist ja auch kein Unterschied von fundamentaler Bedeutung, ob der Kern im Epithel oder unterhalb desselben lagert, ob der periphere Ausläufer lang oder kurz ist. Ich hoffe indessen, die Frage bald endgültig entscheiden zu können.

Es zeigt sich noch in dem Plateau zwischen der Papillenleiste und dem Längswulst, besonders in den Fällen, wo die oben beschriebenen bipolaren Zellen und ihre Ausläufer nicht gefärbt sind, eine überraschende Menge feiner, querverlaufender Fibrillen, die offenbar

ihr Centrum weiter nach innen haben. Verfolgt man diese Fibrillen nach innen, so sieht man auch, dass sie die peripheren Ausläufer von Zellen sind, die ausserhalb des Längswulstes, etwa in der Mitte zwischen diesem und der Leiste, dem ganzen Mantelrand entlang von dessen vordern Ende bis nach dem Grund der Siphonen liegen. Querschnitte zeigen, dass sie dicht unterhalb des Epithels der Innenseite gelegen sind. Diese Zellen sind nicht so elliptisch-birnförmig wie die Sinnesnervenzellen, sondern mehr rundlich und überhaupt ziemlich unregelmässig gestaltet, sowohl was den Zellkörper selbst als auch was die Ausläufer betrifft. Sie zeigen in der That alle möglichen Uebergangsformen vom unipolaren zum multipolaren Typus. Proximalwärts zeigen sie in den meisten Fällen, jedoch lange nicht immer, einen kurzen Ausläufer, der gewöhnlich etwa von der Länge des Zellkörpers ist und stets ohne Verästelung frei endigt. Dieser Ausläufer erscheint oftmals am Ende ein wenig verdickt. Zuweilen erweist er sich nur als das conisch ausgezogene Ende der Zelle selbst, zuweilen als ein winzig kleines seitliches Anhängsel. Es hat aber den Anschein, als wäre dieser proximale Ausläufer um so länger, je mehr die Zelle dem Mantelrand genähert ist. Denn zwar liegen die meisten dieser Zellen, wie oben angedeutet, in etwa derselben Entfernung vom Mantelrand, aber doch nicht alle. Auch weiter nach aussen finden sie sich, aber mehr vereinzelt, und da Theils die Färbung der hier gelegenen Zellen stets eine schlechte war, Theils es wegen des dichten Fasergewirres sehr schwierig ist, die Ausläufer dieser Zellen genau zu verfolgen, so habe ich nur beobachtet, dass, wie gesagt, ihre proximalen Ausläufer länger sind als diejenigen der dicht ausserhalb des Längswulstes gelegenen Zellen.

Betrachten wir jetzt die distalen Ausläufer dieser Zellen näher. Von jeder Zelle entspringen ihrer ein oder zwei. Die Zahl dieser Ausläufer scheint unabhängig davon zu sein, ob ein proximaler Ausläufer vorhanden ist oder fehlt, d. h. es kommen sowohl Zellen mit einem distalen und ohne proximalen, als auch solche mit zwei distalen und einem proximalen Ausläufer vor. Es ist eine nicht eben seltene Erscheinung, dass die Längsaxe der Zelle nicht, wie es gewöhnlich der Fall ist, quer zur Längsaxe des Mantels steht, sondern schräg oder gar längs und dass die beiden distalen Ausläufer den entgegengesetzten Enden der Zelle entspringen. Die letztgenannte Erscheinung kommt auch in Fällen vor, wo der Zellkörper fast quergestellt ist. Der Ausläufer des nach innen sehenden Endes der Zelle verläuft eine kurze Strecke nach innen und biegt dann nach aussen um. Die

distalen Ausläufer sind wohl stets mehr oder weniger reich verästelt. Verzweigungen dritter und höherer Ordnung habe ich nicht gesehen. Das kann aber von einer Unvollkommenheit der Färbung oder der Beobachtung herrühren. Verschiedenheiten in dem Verhalten der vorhandenen zwei Ausläufer lassen sich nicht nachweisen. Mehr als zwei periphere Ausläufer scheinen nie vorzukommen, die Zellen sind also höchstens tripolar. Was die Grössenverhältnisse betrifft, so beträgt die Länge der Zellen etwa 5—8  $\mu$ , ihre Breite von 4—6  $\mu$ ; die Ausläufer sind nahe ihrem Ursprung kaum 1,5  $\mu$  dick. Die distalen Ausläufer habe ich 280  $\mu$  weit verfolgen können; sie verschwinden als ausserordentlich zarte Fibrillen an der Basis der Papillen.

Welche Bedeutung ist den jetzt beschriebenen Zellen zuzuschreiben? Daraus allein, dass sie sich in Methylenblau färben, darf natürlich nicht auf eine nervöse Natur geschlossen werden, denn wir wissen ja, dass auch Zellen anderer Art, wie Muskelfibrillen etc., sich mit Methylenblau färben können. Zwar stimmt das ganze Aussehen dieser Zellen und ihrer Ausläufer mit einem nervösen Charakter gut überein, und ich glaubte auch in der That Anfangs, sie als Neuronen beanspruchen zu müssen. Jetzt bin ich aber der Ansicht, dass sie Bindegewebszellen sind und den von KOLLMANN<sup>1)</sup> und JOHANNES THIELE<sup>2)</sup> beschriebenen „Spindelzellen“ entsprechen. Das streng localisirte Vorkommen dieser Zellen (sie finden sich gar nicht weiter nach innen im Mantelrand) ist jedenfalls eigenthümlich.

Kehren wir jetzt noch einmal zu den Papillen zurück. Es ist oben (S. 551) gesagt worden, dass in ihnen drei Systeme von Nerven- ausläufern vorhanden sind. Mit den sensiblen bipolaren Zellen ist eins dieser Systeme behandelt worden. Es bleiben also noch zwei Arten von Nervenfasern übrig. Von der einen ist nicht viel zu sagen. Es sind dies longitudinale, an der Basis der Papillen verlaufende Fibrillen, die zumal im vordern Ende des Mantelrandes öfters gefärbt wurden. Ueber ihre Herkunft und ihre Endigungsweise ist es mir nicht gelungen ins Reine zu kommen. Sie sind oft eine ziemlich weite Strecke zu verfolgen, hören aber stets an beiden Enden blind auf. Verzweigungen weisen sie nie auf. Dass diese Fibrillen den Mantelnerven entstammen, dürfte keinem Zweifel unterliegen; ob sie aber centripetal oder centrifugal leitend sind, muss dahingestellt bleiben.

1) KOLLMANN, Die Bindesubstanz der Acephalen, in: Arch. Mikr. Anat., V. 13.

2) J. THIELE, Die Mundlappen der Lamellibranchier, in: Z. wiss. Zool., V. 44.

Etwas bessere Auskunft vermag ich über das letzte „System“ von Nervenfasern, das sich in der Papillenleiste findet, zu geben. Die betreffenden Fasern resp. Nervenendigungen sind in der That nur in seltenen Ausnahmefällen gefärbt und, wie es scheint, nur da, wo keine andere Art von Nervenzellen oder -fasern gefärbt ist. In der schematischen Fig. 2 (bei *nd*), sowie in den Figg. 11 und 12 sind sie dargestellt.

Wie aus der schematischen Figur ersichtlich ist, sind es Endigungen von Fasern centralen Ursprungs. (In ein paar Fällen waren sie in einen Nerven hinein deutlich zu verfolgen.) Die Fasern verlaufen unter Schlingelungen, ohne Verzweigungen, quer durch den Mantelrand im Innern desselben bis zu der öfters erwähnten Papillenleiste, wo sie in die Papillen eintreten und dort reich verästelt endigen. Bei der spärlichen Musculatur der Papillen ist es nicht wahrscheinlich, dass wir es hier mit motorischen Endgeflechten zu thun haben. (Gerade in den Papillen kann man ja übrigens solche kaum erwarten.) Dagegen liegt der Gedanke nahe, dass es freie sensible Nervenendigungen sind. Physiologische Ueberlegungen nöthigen sogar dazu, die Gegenwart sensibler Nervenfasern im Mantelrand anzunehmen, denn sonst könnten ja keine sensiblen Impulse zu den centralen Ganglien gelangen. Das Vorkommen der fraglichen Nervenendigungen gerade in der Papillenleiste, wo die Sinneszellen am zahlreichsten sind, stimmt auch mit einer centripetal leitenden Function gut überein. Ob sie aber selbständig sind, d. h. ob sie äussere Reize direct aufnehmen oder ob sie nur vermittels ihres Contactes mit den Sinnesnervenzellen die von diesen empfangenen Reize ihren Centren zuführen, muss dahingestellt bleiben.

---

Die Untersuchung soll auf andere Mitglieder der Acephalenclasse sowie auf das centrale Nervensystem ausgedehnt werden, und ich hoffe bald noch einiges mittheilen zu können.

---

Ich ergreife die Gelegenheit, dem Vorsteher der Biologischen Station zu Kristineberg, Herrn Prof. Dr. HJALMAR THÉEL, sowie dem Assistenten daselbst, Herrn Privatdocenten Dr. O. CARLGREN, wegen ihres freundlichen Entgegenkommens in Bezug auf Beschaffung von Material, sowohl während meines Aufenthaltes zu Kristineberg als nachher, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

### Erklärung der Abbildungen.

---

Sämmtliche Figuren, ausser Fig. 1 und 3, sind nach Präparaten gezeichnet, welche mittels der Methylenblaumethode hergestellt waren. Alle Originalfiguren sind mit einem LEITZ'schen Mikroskop und einer ABBE'schen Camera gezeichnet.

#### Tafel 40 u. 41.

Fig. 1. *Cytherea complanata*, Copie der DUVERNOY'schen Abbildung (l. c. taf. 5, fig. 4).

- a* Linkes Cerebropleuralganglion,
- h* Pedalganglion,
- k* Visceroparietalganglion,
- f* Cerebropedalconnectiv,
- i* linkes Cerebrovisceralconnectiv,
- b* Commissur zum rechten Cerebropleuralganglion,
- g* Nerv zum vordern Schliessmuskel,
- c* Hauptstamm des Nervus pallialis anterior,
- d* äusserer Ast des Vorhergehenden,
- e* innerer Ast,
- ld* Kiemennerv,
- p* gemeinsamer Stamm des Nervus pallialis posterior und pallialis lateralis,
- o* Nervus pallialis lateralis,
- q, r, s* Aeste des N. pallialis posterior zum Mantel und zu den Siphonen,
- m* Nerv zum Rectum,
- n* Saum des Mantels unterhalb des Rectums.

Für die folgenden Figuren gemeinsame Bezeichnungen:

- sz* Sinnesnervenzelle,
- bz* Bindegewebszelle („Spindelzelle“),
- nd* freie Nervenendigung,
- c* Cuticula,
- ep* Epithel,
- ppl* Papillenleiste des Mantelrandes,
- m* Anfang des musculösen Theils des Mantels,
- lw* Längswulst (s. den Text).

Fig. 2. Vorderster Theil des linken Mantellappens, von oben (innen) gesehen, schematisirt. Dieser wie allen folgenden Figuren liegt *Mactra elliptica* zu Grunde.

Fig. 3. Vorderster Theil des linken Mantellappens, von oben (innen) gesehen. Obj. 1, Oc. 0, Tubuslänge 160 mm. Nach einem Präparat gezeichnet, welches nach der HERTWIG'schen Methode (s. den Text) behandelt war.

In Fig. 2 und 3 bedeutet:

- vm* vorderer Schliessmuskel,
- npa* Nervus pallialis anterior.

Fig. 4. Eine Papille vom vordersten Theile des Mantelrandes, in toto gesehen, mit Sinnesnervenzellen. Obj. 6, Oc. 0, Tubusl. 160 mm.

Fig. 5. Eine Papille weiter nach hinten, von demselben Präparat. Obj. 6, Oc. 0, Tubusl. 160 mm. Die Zellen *a* und *b* sind bei etwas stärkerer Vergrösserung eingezeichnet, um die Differenzirung von Plasma und Kern deutlich darzustellen.

Fig. 6. Drei Papillen der Längsleiste, aus der Mitte des Mantelrandes. Obj. 6, Oc. 0, Tubusl. 160 mm.

Fig. 7. Papille vom vordern Ende des Mantelrandes. Obj. 8, Oc. 0, Tubusl. 160 mm.

Fig. 8. Papille vom vordern Ende des Mantelrandes. Obj. 8, Oc. 0, Tubusl. 160 mm. Die Färbung (oder die Fixirung) ist in der Papille nicht gut ausgefallen. Farbenklumpen haben sich abgesetzt und verdecken theilweise den Verlauf der Ausläufer.

Fig. 9. Vom hintersten Theil des Mantelrandes. Zahlreiche Bindegewebszellen und einige Sinnesnervenzellen. Die Papillenleiste ist herumgeschlagen. Obj. 6, Oc. 0, Tubusl. 160 mm. *mr* Der äusserste Rand des Mantels.

Fig. 10. Vom mittleren Theile des Mantelrandes. Bindegewebszellen. Obj. 6, Oc. 0, Tubusl. 160 mm. Die mit \* bezeichneten Zellen sind in etwas stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 11. Freie (sensible?) Nervenendigung in der Papillenleiste. Obj. 8, Oc. 0, Tubusl. 160 mm. Die Schlinge (bei \*) ist wohl eine Täuschung, durch Aufeinanderliegen zweier Zweigenden hervorgerufen.

Fig. 12. Freie (sensible?) Nervenendigung in der Papillenleiste. Diese ist halb herungeschlagen, nach oben gekehrt. Obj. 8, Oc. 0, Tubusl. 160 mm.

---

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

## Notizen über den Bau des Embryos von *Distomum hepaticum*.

Von

Dr. W. R. Coe aus New Haven, Connecticut.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Würzburg.)

---

Hierzu Tafel 42.

Die Veranlassung, mich mit den Embryonen des grossen Leberegels zu beschäftigen, gab die vielfach discutirte, aber noch immer unentschiedene Frage, ob der Vorgang, durch welchen in den Sporocysten die Redien und in diesen die Cercarien entstehen, als eine Art Knospung oder als parthenogenetische Entwicklung von Eiern anzusehen sei. Da bei allen thierischen Eiern, so weit man weiss, Richtungskörper gebildet werden und auch die parthenogenetischen Eier wenigstens ein solches Körperchen abschnüren, liegt es nahe, dieses Criterium zu benützen, um für die Zellen, aus denen die Redien oder Cercarien entstehen, eventuell die Einatur festzustellen. Die Untersuchungen wurden an *Distomum hepaticum* angestellt, weil dieser Trematod, dessen Entwicklungszyclus durch LEUCKART's und THOMAS' ausgezeichnete Untersuchungen klar gestellt wurde, in den Schafen des Würzburger Schlachthauses sehr häufig ist und auch der Zwischenwirt — die *Limnaea truncatula* — in genügender Menge zu beschaffen war. Die Infection gelang sehr leicht, und ich habe ein sehr grosses Material von Sporocysten und Redien aller Altersstufen, sowie von ausgeschwärmten und auch noch unentwickelten, in die Eischale eingeschlossenen „Miracidien“<sup>1)</sup> auf die erwähnte Frage hin theils

---

1) Ich gebrauche fortan für den Wimperembryo diesen von BRAUN (1) vorgeschlagenen Namen.

an Totalpräparaten, theils an Schnitten durchgearbeitet. Das Resultat war ein völlig negatives, und ich glaube das Eine mit Bestimmtheit behaupten zu dürfen, dass eine wahre Richtungskörperbildung, d. h. eine Abschnürung von 1 oder 2 kleinen Zellen von Seiten einer grössern Zelle, die dann die Grundlage für ein neues Individuum (Redie oder Cercarie) abgeben würde, nicht stattfindet.

Während nun ein solcher Vorgang, wenn er sich wirklich hätte nachweisen lassen, als vollgiltiger Beweis dafür gelten könnte, dass es sich um parthenogenetische Eier handelt, darf wohl dieses negative Resultat nicht umgekehrt als ein Gegenbeweis angesehen werden. Denn um nur eines zu erwähnen: es wäre möglich, dass die Ovocyte, anstatt in ein Ei und einen Richtungskörper zu zerfallen, sich in zwei gleich große Zellen theilt, die sich beide entwickeln und als Eizellen anzusehen wären. Auch in diesem Fall wäre allerdings noch eine Möglichkeit denkbar, um diese Teilung als eine ursprüngliche „Richtungstheilung“ nachzuweisen. Denn wir wissen, dass die Chromosomen, die bei der Eireifung auftreten, fast stets eine ganz andere Gestaltung besitzen als diejenigen des sich furchenden Eies. Es wurde deshalb besonders darauf geachtet, ob an den isolirten Propagationszellen des Miracidiums vielleicht zweierlei Arten von Theilungsfiguren vorkommen. Auch in dieser Hinsicht jedoch ergaben meine Beobachtungen ein negatives Resultat, wobei aber erwähnt werden muss, dass die Untersuchungsbedingungen in jeder Beziehung sehr ungünstige sind. Ich muss daher das Problem auf seinem bisherigen Standpunkt stehen lassen.

Bei Gelegenheit der genannten Untersuchung kamen, speciell bei dem freischwimmenden Miracidium, einige andere Verhältnisse zur Beobachtung, die bisher unbekannt waren und die dazu führten, eine genauere Analyse des Baues dieser eigenthümlichen Embryonen vorzunehmen. Wenn ich auch keineswegs in der Lage war, alle bisher noch dunklen Punkte aufzuklären, so glaube ich doch über das Gefundene kurz berichten zu dürfen<sup>1)</sup>.

Um zunächst ein Paar Worte über die Untersuchungsmethoden zu sagen, so wurden die Eier aus dem Uterus der ausgewachsenen Thiere in Wasser ausgepresst und in einer Temperatur von ca. 30 ° C

1) Erst nach Abschluss der Beobachtungen wurde ich auf die Beschreibung aufmerksam, die LOOSS (6) in LEUCKART's Parasitenwerk von dem Miracidium der *Bilharzia* giebt (p. 521\*—528\*). Wie eine Vergleichung seiner Figur mit meinen Abbildungen ergibt, ist die Uebereinstimmung eine sehr grosse.

stehen gelassen. Nach ungefähr 12 Tagen ist dann das Miracidium vollständig ausgebildet.

Geht man darauf aus, dass möglichst viele Miracidien zur gleichen Zeit aus den Eischalen ausschlüpfen, so stellt man die Eier bei einer Temperatur von 30° C 14 Tage lang ins Dunkle. Wenn sie nun ans Licht und in niedere Temperatur gebracht werden, wie es LEUCKART empfiehlt, so verlassen 70—90 Proc. der Miracidien die Eischalen in einer Stunde und häufen sich in grosser Zahl an der Seite des Gefässes an, welche dem Lichte zugekehrt ist.

Etwa 12 Stunden lang schwimmen die Miracidien im Wasser umher. Dann sinken sie unter, kriechen noch kurze Zeit (unter Umständen bis 24 Stunden) auf dem Boden hin, bis sie endlich sterben. In einer 0,6-proc. Kochsalzlösung erhalten sie sich  $2\frac{1}{2}$ —3 Tage am Leben.

Die nachstehend mitgetheilten Beobachtungen wurden theils an lebenden Thieren, theils an sehr verschiedenartigen Präparaten gewonnen. Die Embryonen wurden in FLEMMING'scher Flüssigkeit, Pikrin-Essigsäure, Osmiumsäure von verschiedener Stärke und anderen Fixirungsflüssigkeiten gehärtet, zum Theil in toto, zum Theil auf Schnitten studirt. Besonders werthvoll war die Behandlung mit *Argentum nitricum* in verschiedener Anwendung, wovon unten noch die Rede sein wird.

### 1. Das Flimmerepithel.

Dieses Epithel, welches die ganze Oberfläche des Körpers mit Ausnahme der Kopfpapille bedeckt, ist, wie ich an einer sehr grossen Zahl von Thieren mit einer einzigen Ausnahme gefunden habe, aus 21 grossen vieleckigen Zellen gebildet (Fig. 1, 2). Nach Behandlung mit Silbernitrat, aber auch nach Anwendung von Osmiumsäure, erscheinen zwischen je zwei an einander grenzenden Zellen zwei sehr unregelmässig geschlängelte, aber fast gleichlaufende Linien, bei Behandlung mit *Argentum nitricum* als intensiv schwarze Silberniederschläge.

Diese sind etwa 0,001—0,002 mm von einander entfernt. Der Bereich zwischen ihnen ist frei von Cilien und gehört, wie man an geeigneten Stellen an optischen und wirklichen Schnitten sich überzeugen kann, nicht zum Epithel, sondern zu der darunterliegenden Körperwand (Cutis), die sich leistenartig zwischen die Epithelzellen einschiebt (Fig. 3, 5). Die Silberdoppellinien markiren die Grenze zwischen den Epithelzellen und den genannten Leisten. An den vordern Rändern der ersten Zellenreihe tritt demgemäss nur eine Linie

auf. Es ist also jede dieser flachen Epithelzellen vollständig von ihrer Nachbarzelle getrennt. Die oft sehr beträchtliche Entfernung der beiden Silberlinien dürfte allerdings auf einer Schrumpfung der Epithelzellen oder auf einer Quellung der Cutisleisten beruhen. An lebenden Thieren oder guten Längsschnitten erscheinen dieselben ziemlich schmal und meist schief zur Körperoberfläche geneigt (Fig. 3), so dass die dachziegelartige Deckung, von der LEUCKART spricht, wirklich besteht.

Von den fünf Querringen, zu denen die 21 Epithelzellen angeordnet sind, ist der erste oder vorderste ganz constant aus sechs ziemlich kleinen Zellen zusammengesetzt. LEUCKART (3) giebt die Zahl dieser Zellen auf vier an, und THOMAS (4) hat auch nur vier oder fünf gefunden. Die sechs Zellen sind symmetrisch um die Kopfpapille geordnet, drei links und drei rechts von der medianen Sagittalebene (Fig. 1, 4). Mit ihren vordern Rändern sind diese Zellen so tief in die Cutis eingelassen, dass ihre Aussenfläche ganz glatt in die Oberfläche des vordern epithelfreien Körperabschnitts übergeht. Die hintern Enden ragen etwas über die Körperoberfläche hervor. Der hintere Rand jeder Zelle des ersten Ringes ist in der Mitte, da wo die sechs Zellen des zweiten Ringes an einander stossen, eingebuchtet, so dass hier ein grösserer Bereich der Cutis freigelegt ist (Fig. 1, 2). Im Mittelpunkt einer jeden dieser sechs Areae ist in Silbernitrat-Präparaten ein sehr kleiner schwarzer Kreis von nicht mehr als 0,001 mm im Durchmesser zu sehen. Dieser Kreis ist häufig am Ende eines aus der Cutis vorspringenden Zapfens gelegen (Fig. 1, 3). Die Zapfen, die auch an lebenden Thieren leicht constatirt werden können, sind meistens einfach conisch gestaltet und haben eine Länge von 0,001—0,002 mm (unter Umständen, z. B. wenn die Thiere in Kochsalzlösung gesetzt sind, werden die Zapfen bedeutend länger).

Ähnliche Zapfen sind von BROCK (5) und LOOSS (6) bei *Bilharzia* beschrieben worden. Ueber die Bedeutung des erwähnten Silberniederschlags an der Spitze der Papille bin ich zu keiner Klarheit gelangt. Man könnte an Mündungen von Drüsen denken, besonders weil die ringförmigen Niederschläge ganz ähnlich sind wie die, welche die Mündungen der Excretionsgefässe und der unten zu besprechenden „Kopfdrüsen“ markiren.

Der zweite Ring besteht auch aus sechs Zellen, die mit denen des ersten alterniren. Es sind also drei Zellen an der Dorsal- und drei an der Ventralfläche des Körpers vorhanden (Fig. 1). Sie sind viel länger, manchmal doppelt so lang wie die des ersten Ringes.

Die Zellen des dritten Ringes sind nur drei an der Zahl, und

demgemäss sind sie sehr breit. Trotz der ungeraden Zahl sind die drei Zellen doch symmetrisch zur Medianebene des Embryos angeordnet. Es ist eine unpaare dorsale Zelle vorhanden, während die andern zwei sich in der ventralen Mittellinie paarig begegnen (Fig. 1). Sehr oft kommt es vor, dass diese zwei Zellen sich nur mit einem Punkt in der Mittellinie berühren<sup>1)</sup>, so dass dann in diesem Punkt zugleich eine Zelle des zweiten Ringes mit einer oder zweien des vierten Ringes in Nachbarschaft kommt. In manchen Fällen stehen sogar die letztgenannten Zellen in breiter Berührung und schieben sich zwischen die Lateralzellen des dritten Ringes ein, so dass der dritte Ring so zu sagen auf der ventralen Seite offen ist. Die Durchschnittslänge der Zellen dieses Ringes ist ungefähr 0,022 mm.

Die vier Zellen, welche den vierten Ring bilden, sind länger als irgend eine Zelle der anderen Ringe (Fig. 1, 2) und messen etwa 0,045 mm in der Länge. Sie liegen symmetrisch, zwei rechts und zwei links; jede nimmt von dem kreisförmigen Querschnitt des Körpers ziemlich genau einen Quadranten ein. Die beiden lateralen von den vier longitudinalen Cutisleisten, welche diese vier Zellen von einander scheiden, verbreitern sich in der Nähe des hintern Endes ein wenig, und hier liegen die kreisförmigen Oeffnungen der Excretionsgefässe, von denen unten die Rede sein wird.

Der fünfte Epithelzellenring enthält nur zwei grosse Zellen, welche im grossen Ganzen lateral stehen; doch weichen ihre Berührungslinien von der Medianebene mehr oder weniger stark ab (Fig. 1).

Von einigem Interesse sind die Kerne der Epithelzellen. LEUCKART (3) hat sie als runde flache Körper ungefähr ein Drittel oder ein Viertel so gross im Durchmesser wie die Zellen selbst abgebildet. THOMAS (4) giebt an, dass die Kerne sehr klein seien (0,003 mm im Durchmesser). Die beiden Beobachter sind vielleicht durch einen optischen Durchschnitt eines Kernes irregeleitet worden, welchen sie am Rande des Körpers sahen. THOMAS bildet die Kerne in ihrer richtigen Lage in der Nähe der hintern Zellenränder ab. Richtig gefärbt zeigen sich diese Kerne (Fig. 1) als sehr lange cylindrische oder etwas ausgeplattete Körper, welche gebogen und in verschiedenen Richtungen gedreht sind und ganz

---

1) Wenn ich hier der Einfachheit wegen von Berührung spreche, so handelt es sich doch nach dem oben Gesagten nicht um einen wirklichen Contact.

unregelmässig verzweigt. Doch ist allen gemeinsam, dass ihre grösste Längsausdehnung stets in eine Querebene des Körpers fällt. Manchmal kommt es vor, dass der Kern aus zwei oder mehrern Hauptmassen besteht, die durch einen viel dünnern Theil verbunden sind. Im Querdurchschnitt erscheinen die Kerne rund oder oval (Fig. 3) mit einem Durchmesser von 0,0015—0,003 mm; ihre Länge beträgt 0,018—0,025 mm. Diejenigen des ersten Ringes sind etwas kleiner als die der andern Zellen, obwohl sie grösser sind im Verhältniss zur Grösse der Zellen; sie sind fast eben so lang wie die Zellen breit.

## 2. Das Excretionsgefässsystem.

Die zwei aus LEUCKART's Untersuchungen<sup>1)</sup> bekannten Wimperflammen, die ungefähr die Mitte des Leibes einnehmen, sind in dem lebenden Thiere wegen der raschen Bewegung der Wimperhaare sehr leicht zu erkennen. Sie liegen rechts und links von der Mittellinie, der dorsalen Seite des Körpers genähert und im Bereich des vordern Endes des dritten Ringes von Epithelzellen. Gewöhnlich kehren sie ihre verjüngten Enden gegen den Kopftheil, doch findet sich nicht selten das umgekehrte Verhalten; zuweilen richtet sich die Wimperflamme auf der einen Seite nach vorn und auf der andern Seite nach hinten. Ueber den Bau erwähne ich nur, dass der 0,009 mm lange, aus parallelen, wahrscheinlich verschmolzenen Cilien zusammengesetzte Wimperschopf mittels eines kurzen Fusstückes auf einer blassen Zelle aufsitzt und in einer kegelförmigen Kammer des umgrenzenden Gewebes frei schwingt (Fig. 1, 2). Die Wände dieser Kammer sind leicht sichtbar. Nach längerer Einwirkung einer schwachen Silbernitratlösung<sup>2)</sup> treten die Ausführungsgefässe des Excretionsapparats ausserordentlich deutlich hervor. Sie erscheinen als ganz schwarze, mehrfach gebogene und oft gewundene Doppellinien, welche ein Lumen von ca. 0,001—0,002 mm zwischen sich fassen. Jedes dieser Gefässe führt von der beschriebenen Kammer auf der innern Fläche der Leibeshaut nach hinten und mündet genau seitlich mit einem Porus in der Cutisleiste zwischen den Epithelzellen des vierten Ringes nach aussen (Fig. 1, 2, 3). Das System der beiden Seiten ist vollständig getrennt, wie es von LOOSS bei *Bilharzia* beschrieben worden ist. Kurz vor der Ausmündung erweitern sich die beiden Gefässe zu einem kleinen

1) Parasiten, 1863.

2) Die Thiere werden mit Osmiumsäure getödtet, mit destillirtem Wasser abgespült und zwei oder mehr Tage in einer 0,25-proc. Silbernitratlösung gelassen.

Bläschen. Die Mündung hat einen Durchmesser von ca. 0,001—0,0015 mm, und in Silbernitrat-Präparaten tritt sie als ein schwarzer Ring sehr deutlich hervor. Während das Excretionsgefäß in seinem hintern Abschnitt etwa 0,001 mm im Durchmesser hat, wird es nach vorn immer enger und dadurch viel weniger deutlich, bis es in der Nähe der Wimperflamme überhaupt nur noch selten sichtbar ist.

3. Was die andern Organe anbelangt, so ist zunächst zu erwähnen, dass nach der Einwirkung von Silbernitrat auf Thiere, die mit Osmiumsäure getötet wurden, einige sonst kaum sichtbare Gebilde sehr deutlich hervortreten.

Rechts und links von dem Augenpaar und dorsal und etwas seitlich vom Magendarm sieht man ein Paar ziemlich grosse braune Körper (Fig. 2, 3, 4) etwa 0,008—0,012 mm im Durchmesser. Von jedem dieser ovalen Körper, welche als Drüsen zu betrachten sind, führt ein Ausführungsgang, der eine rechts, der andere links vom Oesophagus, nach vorn, um sich am vordersten Ende der Kopfpapille seitlich von der Mundöffnung nach aussen zu öffnen (Fig. 2, 3). Merkwürdiger Weise findet man an dieser Stelle stets nicht nur einen, sondern sechs bis acht sehr kleine, schwarze, dicht an einander gedrängte Kreise (Fig. 4) von etwa 0,001 mm im Durchmesser. Ob diese Kreise eine gleiche Zahl von Oeffnungen markiren, ist sehr zweifelhaft; denn wenn das Secret ausgepresst wird, was häufig der Fall ist, scheint dasselbe immer nur aus einem der in Silbernitrat gefärbten Ringe hervorzutreten. Dass diese „Kopfdrüsen“, wie ich sie nennen möchte, wirklich Drüsen sind, unterliegt keinem Zweifel, weil in Silbernitrat-Präparaten das braungefärbte Secret, welches von den Ausführungsgängen in Gestalt winzig kleiner Tröpfchen oder Körnchen ausgepresst wird, zuweilen sehr gut erhalten ist; die kleinen Körnchen zeigen ausserhalb der Oeffnung die gleiche Ordnung (Fig. 3) wie in den Ausführungsgängen.

Looss (6) beschreibt ähnliche Gebilde bei *Bilharzia*; er findet, dass sie dort aus je einer einzigen Zelle bestehen. Ob dies auch für *D. hepaticum* zutrifft, vermag ich nicht zu entscheiden, da mir eine genaue Darstellung der Kerne an den fraglichen Präparaten nicht gelang. An Querschnitten (Fig. 5) sieht man ungefähr an der Stelle, wo die Silberpräparate die Drüse zeigen, einen kleinen Haufen von Kernen, welcher wahrscheinlich zu ihr gehört. Die Zahl dieser Kerne beträgt drei bis sieben. Zellgrenzen oder ein Lumen konnte nicht constatirt werden. Immerhin halte ich es nach den constanten Lage-

beziehungen für sehr wahrscheinlich, dass mehrere Zellen gemeinsam die Kopfdrüsen bilden.

Weiter unterscheiden sich durch ihre braune Farbe in Silbernitrat-Präparaten vier grosse Zellen (Fig. 2, 3), die im Hintertheil der Leibeshöhle — wenn man den die Keimzellen enthaltenden Hohlraum des Leibes so nennen darf — liegen. Von diesen vier Zellen liegen zwei gewöhnlich rechts und links in der Nähe der Oeffnungen der Excretionsgefässe (Fig. 2, 3) und besitzen die sehr beträchtliche Grösse von etwa 0,012 mm Länge und 0,008 mm Breite. Der in der Mitte liegende grosse Kern sieht im Vergleich zu dem braungefärbten Protoplasma sehr blass aus.

Die andern zwei Zellen liegen noch weiter hinten und sind etwas kleiner und nicht so dunkel gefärbt. Sie gehören mehr dem dorsalen und centralen Bereich des Körpers an.

Obleich diese Zellen in Silbernitrat-Präparaten durch ihre Färbung aufs Deutlichste hervortreten, kann man sie an carmingefärbten Thieren oder an Schnitten von den Keimzellen kaum unterscheiden. So ist mir auch ihre Function dunkel geblieben. Die Silberfärbung, welche an die Wirkungsweise der GOLGI'schen Methode erinnert, veranlasste mich, die Miracidien nach dieser Methode in verschiedenen Modificationen zu behandeln, in der Hoffnung, dass sich auf diesem Wege nicht nur eine Färbung der in Rede stehenden Zellen, sondern vielleicht auch eine Imprägnation eventuell dazu gehörender Anhänge (Derivate) erzielen liesse. Denn wenn man auch kaum an Ganglienzellen denken darf, so ist die Möglichkeit doch nicht von der Hand zu weisen, dass es sich um Myoblasten handeln könnte, wie solche von BLOCHMANN (2) bei Plathelminthen mit Hilfe der GOLGI'schen Methode dargestellt worden sind. Alle Versuche, die ich in dieser Richtung unternahm, blieben jedoch resultatlos. Auch eine Darstellung nervöser Elemente gelang weder durch die GOLGI'sche noch auch durch die Methylenblau-Methode.

Hinsichtlich der von mir als Cutis bezeichneten, unter dem Flimmerepithel gelegenen Leibeswand habe ich der Beschreibung LEUCKART's nur ein Paar Worte über die Kerne hinzuzufügen. Die Vertheilung derselben ist aus Fig. 3 zu erschen. Man trifft auf Längsschnitten durchschnittlich vier grosse Kerne jederseits; dazu kommen noch einige kleinere am hintern Ende. Vielfach sind die Kerne so gross, dass sie eine Verdickung der Leibeswand nach Innen erzeugen. Ueber den Bereich des zweiten Epithelzellenringes nach vorn finden sich Cutiskerne äusserst selten. Ihr längster Durchmesser beträgt

0,008—0,012 mm; sie sind umgeben von einem Hof stark färbbaren Plasmas.

Die grossen Rüsselmuskelfasern, welche LEUCKART im vordern Bereich des Körpers gefunden und in fig. 122 abgebildet hat, konnte ich nicht nachweisen. Desgleichen vermochte ich die von LEUCKART beobachteten Nerven nicht zu entdecken. Links und rechts vom Augenpaar liegen einige ziemlich kleine Kerne (Fig. 5), welche wahrscheinlich zu dem Sinnesorgan gehören. Ihre Zahl schwankt zwischen fünf und zwölf. Die als „Gehirn“ gezeichnete Nervenmasse ist vollkommen kernlos, wird aber besonders hinten und seitlich von zahlreichen Kernen umgeben (Fig. 3), die vielleicht zu Ganglienzellen gehören.

Ueber den Darm stimmen meine Beobachtungen mit denjenigen LEUCKART's im Wesentlichen überein.

---

Meinem verehrten Lehrer Herrn Professor BOVERI, der mich bei meinen Arbeiten in liebenswürdigster Weise unterstützt hat und dem ein grosser Theil dieser Beobachtungen gehört, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

---

### Verzeichniss der citirten Literatur.

---

1. BRAUN, M., Vermes I, in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, V. 4.
  2. BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen u. Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., V. 15, 1895.
  3. LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen, V. 1, 2. Aufl., Leipzig 1894.
  4. THOMAS, A. P., Life history of the Liver-fluke, in: Quart. J. Micr. Sc., V. 23, 1883.
  5. BROCK, G. S., Anatomy and physiology of the Bilharzia-ovum, in: Lancet, V. 2, p. 622—625.
  6. LOOSS, A., Beobachtungen über die Eier und Embryonen von Bilharzia, in: R. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen, V. 1, 2. Aufl., p. 521\*—528\*, Leipzig 1894.
-

## Erklärung der Abbildungen.

<i>A</i> Auge,	<i>KD</i> Kopfdrüse,
<i>C</i> Cutis,	<i>Kdm</i> Mündungen der Kopfdrüsen,
<i>Cl</i> Cutisleisten, welche die Epithelzellen trennen,	<i>KZ</i> Keimzellen,
<i>Cp</i> Zapfen derselben, welche sich, sechs an der Zahl, zwischen dem ersten und zweiten Epithelzellenring finden,	<i>M</i> Mund,
<i>D</i> Magendarm,	<i>P</i> Kopfpapille (Rüssel),
<i>E</i> Epithelzelle,	<i>Se</i> Secret der Kopfdrüsen,
<i>Ek</i> deren Kern,	<i>Sk</i> Kerne, welche wahrscheinlich zu dem Sinnesorgan gehören,
<i>Ex</i> Excretionsgefäss,	<i>Wf</i> Wimperflamme,
<i>Exm</i> dessen Mündung,	<i>X, X<sup>1</sup></i> zwei Paar in Silbernitrat braun gefärbte Zellen von unbekannter Bedeutung,
<i>G</i> Gehirn,	<i>Z</i> ein der Kopfdrüse angehörender Kern.

## Tafel 42.

Fig. 1<sup>1</sup>). Miracidium nach Behandlung mit Osmiumsäure und Silbernitrat, von der Dorsalseite gesehen. Das Thier ist etwas contrahirt. Die durch Silber geschwärzten Zellgrenzen des Epithels sind auf der Dorsalseite dunkel, auf der Ventralseite blass gezeichnet; desgleichen die Zellkerne.  $\times$  ca. 1200<sup>2</sup>).

Fig. 2. Miracidium nach Behandlung mit Osmiumsäure und Silbernitrat, von der rechten Seite gesehen.  $\times$  ca. 875.

Fig. 3. Optischer, horizontaler Längsdurchschnitt; zum Theil schematisirt. In der vordersten Region des Körpers sind die Kerne nicht eingezeichnet.  $\times$  ca. 975.

Fig. 4. Miracidium nach Behandlung mit Osmiumsäure und Silbernitrat von vorn gesehen, um besonders die Mündungen der Kopfdrüsen und die Mundöffnung zu demonstrieren.  $\times$  ca. 850.

Fig. 5. Querdurchschnitt in der Gegend des Auges. Der Schnitt ist etwas schräg geführt, so dass auf der Bauchseite die Epithelzellen des ersten Ringes, auf der Dorsalseite die des zweiten Ringes getroffen sind.  $\times$  ca. 945.

1) Herrn Dr. KATHARINER möchte ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen für seine freundliche Hülfeleistung bei der Ausführung der Figg. 1, 2, 3.

2) Ich möchte beiläufig bemerken, dass die Vergrößerung von LEUCKART'S (3) Abbildungen fig. 117—123 auf p. 249—256, wahrscheinlich durch einen Druckfehler, etwa zehnfach zu klein angegeben ist. Dagegen scheint in fig. 8 und 33 die Angabe der Vergrößerung fast ums Doppelte zu gross zu sein. Einige von diesen Fehlern sind in BRAUN'S Trematoden (BRONN, Classen und Ordnungen, fig. 10, 12, 13, 15) übergegangen.

# Mittheilungen über Siphonophoren.

## II. Grundriss der Organisation der Siphonophoren.

Von

**Dr. Karl Camillo Schneider.**

---

Hierzu Tafel 43—45 und 32 Abbildungen im Text.

Der ersten Mittheilung über Siphonophoren, welche ich (95) <sup>1)</sup> im Zoologischen Anzeiger („über Nesselzellen“) veröffentlichte und die mehr den Charakter einer vorläufigen Mittheilung hatte, werden ausser der vorliegenden Arbeit — wie ich hoffe, in Kürze — noch drei weitere folgen, die alle vier zusammen zu veröffentlichen, mir, entgegen dem ursprünglichen Plan, nicht mehr zweckmässig erscheint. Jede einzelne Mittheilung wird sich zwar auf die Ergebnisse der vorhergegangenen stützen, doch sollen nicht nach einander die einzelnen Familien getrennt abgehandelt werden; vielmehr gedenke ich in jeder Arbeit allgemeinere Fragen an der Hand des gesammten, mir gebotenen Materials und der Literatur möglichst erschöpfend durchzunehmen. Einige nicht zu vermeidende Wiederholungen können gegenüber den Unzulänglichkeiten einer Veröffentlichung in anderer Weise oder gar im Vergleich mit der Schwierigkeit, sämtliche Mittheilungen als geschlossene Arbeit zu publiciren, nicht in Betracht kommen. Ich hoffe dagegen, immer ein scharf umrissenes Bild, das auf der breiten Grundlage, wie sie sonst nur Monographien ermöglichen, beruht, bieten zu können.

Die vorliegende Mittheilung wird sich mit den elementarsten Fragen, die bis jetzt am meisten vernachlässigt wurden, beschäftigen und versuchen, mit Hülfe von entwicklungsgeschichtlichen Befunden

---

1) Die Zahl, unter welcher die Literaturangaben im Text citirt werden, ist die abgekürzte Jahreszahl.

und von anatomischen an den einfachst gebauten Formen, hauptsächlich an den Calycephoren, einen Grundriss der Organisation der Siphonophoren zu entwerfen. Es scheint möglich, auf diese Art die noch immer strittige Frage der phylogenetischen Ableitung der Siphonophoren mit einiger Bestimmtheit zu lösen. In der dritten Mittheilung kommen die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Siphonophorengruppen zur Besprechung; die vierte soll unter ausführlicher Berücksichtigung der Literatur ein umfassendes System aller bis jetzt beschriebenen Arten geben; die fünfte endlich bringt Befunde über den feineren Bau der Anhänge. Möglicher Weise wird die hier angedeutete Aufeinanderfolge zu Gunsten des einen oder andern, hier nicht angeführten Themas Veränderungen erfahren.

Das Material zu meinen Untersuchungen erhielt ich zu Neapel in der Zeit vom Juni 1894 bis Ende März 1895. Leider war die Ausbeute an Siphonophoren während dieses Zeitraums eine quantitativ geringe, doch ward ich mit fast sämmtlichen im Golf auftretenden Arten bekannt und vermochte, sowohl am lebenden Material, wie an sehr gut conservirtem manch unerwartetes Ergebniss zu gewinnen. Embryologische Untersuchungen schloss leider der Mangel an geschlechtsreifen Thieren aus, nur wenige Larven verschiedenen Alters fischte ich aus dem Auftrieb. Um ganze Thiere in natürlicher Form zu conserviren, verwendete ich die von LO BIANCO (90) angegebenen Methoden; zur Gewinnung guten histologischen Materials erwies sich aber am förderlichsten die Lähmung der Thiere mittels Cocains. In das Gefäss mit dem völlig entfalteten, in einer möglichst geringen Wassermenge befindlichen Thier führte ich mittels der Pipette vorsichtig einprocentige Cocainlösung (Cocain in Seewasser) ein, bis das Thier davon alterirt wurde. Die Reactionen auf das Gift waren sehr verschiedene, ja selbst bei ein und derselben Art wechselnde. Nie gelang es mir, eine *Agalma* oder *Agalmopsis* zu lähmen, ohne dass beim ersten Einfluss des Cocains durch plötzliche übermässige Contraction sämmtliche oder die meisten Schwimmglocken abgestossen worden wären; dagegen war der hintere Abschnitt des Körpers, welcher durch die Anwesenheit der Magenschläuche als „Nährzone“ charakterisirt ist, weniger empfindlich und gestattete nach kurzer Einwirkung des Narcoticums die Abtrennung der Anhänge vom Stamm, ohne dass dieser sich noch contrahirt hätte. Auch die äusserst empfindlichen *Forskalea*-Arten waren mit Cocain gut zu lähmen, schwieriger die plumpen, an Anhängen überreichen Apolemien, sehr leicht die zarten Calycephoren, wie *Diphyes* und *Abyla*. Vorbedingung für ein günstiges

Resultat war fast stets die völlige Entfaltung des Thieres, bevor das Cocain zum Seewasser zugesetzt wurde, da halb oder sehr stark contrahirte Thiere sich als viel reizbarer erwiesen. Allzu lange durften die Thiere der Narkose nicht ausgesetzt werden, und besonders die winzige *Sphaeronectes* und die an Gallerte so reichen Prayen starben bald darin ab, so dass sie für histologische Untersuchungen unbrauchbar wurden. Am schwierigsten zu behandeln war *Hippopodius*.

Zur Fixirung erwies sich schwache Osmiumsäure oder FLEMMING'sche Flüssigkeit am besten geeignet. Zu Macerationszwecken verwendete ich stets Osmiumessigsäure nach dem schon früher (93) mitgetheilten Recept. Auf 22 Theile Seewasser kamen 2 Theile einprocentiger Osmiumsäure und 1 Theil Eisessig; eine leichte Bräunung deutete den zur Entnahme aus dem Säuregemisch geeigneten Zeitpunkt an; gefärbt wurde mit Pikro- oder BEALE's Karmin, aufbewahrt in reinem Glycerin, dem etwas salicylsaures Natron zugefügt war.

Ermöglicht wurde mir der lange Aufenthalt in Neapel durch Gewährung des sächsischen Arbeitsplatzes von Seiten des Kgl. Sächsischen Ministeriums des Cultus und öffentlichen Unterrichts, sowie durch die Munificenz des Kgl. Sächsischen Ministeriums des Kgl. Hauses, welches mir aus der König Johann-Stiftung ein reichliches Stipendium gewährte. Ich erlaube mir auch an dieser Stelle beiden Kgl. Ministerien meinen ehrerbietigen Dank auszusprechen. Ferner danke ich den Beamten der Station aufrichtig für die mir bei meinen Arbeiten zu Theil gewordenen Unterstützungen, besonders Herrn LO BIANCO, der mir trotz ungünstiger Witterung ein qualitativ reiches Material durch die unermüdlichen Fischer, speciell durch den gewandten ALFONSO, besorgen liess und auch nachträglich noch mir conservirtes Material nach Deutschland zusandte. Schliesslich kann ich nicht umhin, Herrn Geheimrath Prof. LEUCKART für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im Institut zu Leipzig im Sommersemester 1895, sowie für die liberale Weise, mit welcher er mir die einschlägigen Werke seiner Bibliothek zur Verfügung stellte, und auch Herrn Prof. SPENGLER für so manchen anregenden Gedanken meinen aufrichtigen und ergebenen Dank auszusprechen.

### Einleitung.

Nachdem von LEUCKART und andern deutschen Forschern in den 50er und 60er Jahren schlagende Beweisgründe für die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren von den Hydroidpolypen vorgebracht worden waren, so dass in Deutschland ziemlich allgemein diese, aus

anatomischen Befunden erschlossene Ansicht angenommen wurde, machte sich doch nach dem Bekanntwerden der Entwicklungsgeschichte bald eine starke Gegenströmung geltend. Der Bau der verschiedenen Larvenformen liess sich nur mit Zwang auf das Schema eines Polypen zurückführen, und ausserdem war es dabei nöthig, die secundär vereinfachte Larve einer hoch entwickelten Species (*Agalmopsis bijugata* DELLE CHIAJE = *Halistemma pictum* METSCHN.) als Ausgangsform, dagegen die reicher ausgebildeten Larven der zweifellos einfacher gebauten Calyophoren als abgeleitete Formen anzusehen. Die embryologischen Befunde HAECKEL's (69) und METSCHNIKOFF's (72) erwiesen ein ausserordentlich frühzeitiges — von den Gegnern „vorzeitig“ genanntes — Auftreten mehrerer Anhänge an der Planula, wodurch die Larve im Aussehen Medusen sehr ähnlich wurde. METSCHNIKOFF begründete darauf die Auffassung, dass die Siphonophore nicht als freischwimmender Hydroidpolypenstock, sondern als eine, nach Art der *Sarsia prolifera*, complicirt gebaute Meduse zu betrachten sei. Bereits HUXLEY hatte (49 u. 59) aus anatomischen Befunden Aehnliches gefolgert und dem zu Folge die Siphonophorengruppen direct an die der Hydromedusen angereiht; die beiden AGASSIZS (62 u. 65) waren ihm gefolgt, aber erst durch METSCHNIKOFF's Arbeiten erhielt die „Medusentheorie“ ihre wesentlichste Stütze. So gut war diese Stütze, dass selbst CLAUS, welcher zuerst Vertreter der LEUCKART'schen Ansicht war und dann zwischen dieser und der METSCHNIKOFF'schen zu vermitteln suchte, für einen gewissen Fall (siehe unter C in Theil I) die Ableitung der Siphonophoren von aberranten Medusen als nothwendig hinstellen musste.

Im Nachfolgenden wird die enge Beziehung der Siphonophoren zu den Hydroidpolypenstöcken, wie sie zuerst von LEUCKART genauer dargelegt ward, näher bestätigt und zugleich die neuerdings wieder von HAECKEL (88) behauptete Uebereinstimmung der Larven mit Medusen zurückgewiesen werden. Dagegen wird sich jedoch herausstellen, dass die Siphonophorenlarven, in welcher Ausbildung sie auch auftreten, auf keine Weise den Polypenlarven zu vergleichen sind, vielmehr einen ganz besonderen Typus repräsentiren. Ich gebe im ersten Theil dieser Arbeit zunächst einen kurzen Ueberblick über die den Siphonophorenorganismus zusammensetzenden Anhänge, dann eine ausführliche Besprechung über die Larvenformen und über die Art und Weise, wie sich die Anhänge am Stamm des ausgewachsenen Thieres anordnen. Im zweiten Abschnitt sollen die sich für die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren ergebenden Folgerungen gezogen werden.

## Theil I.

## Die Anhänge am Siphonophorenkörper.

## A. Anhänge der ausgewachsenen Siphonophoren.

Dieser Abschnitt dient zur ersten Orientirung und ist als vorläufige Mittheilung der im Vorwort als 5. Mittheilung angekündigten ausführlichen Arbeit zu betrachten. Die in ihm neben den bekannten enthaltenen neuen Auffassungen können daher in dieser Arbeit nur so weit näher begründet werden, als sie ihre Stützen aus der Entwicklungsgeschichte ziehen; immerhin werde ich auch anderweite Beweispunkte, die besonders schlagend sind, kurz anführen und durch ein paar Figuren belegen. Nothwendig scheint mir auch, bevor überhaupt an eine Besprechung des gestellten Themas gegangen werden kann, eine gedrängte Uebersicht des in der 4. Mittheilung ausführlich darzustellenden Systems vorzuschicken. Ich habe mich bemüht, alle vorliegenden Artbeschreibungen und Darstellungen, so weit sie mir zugänglich waren, genau zu prüfen und aus der Fülle von Angaben, im Anschluss an die von mir gemachten Befunde, die für die Artdiagnosen werthvollen Merkmale zusammenzustellen. Diese, bei dem starken individuellen Variationsvermögen der Siphonophoren ziemlich schwierige Arbeit ergab charakteristische Bilder der verschiedenen Arten, indem neben einem typischen Gesamthabitus, construiert aus der Gesamtsumme der maassgebenden Eigenschaften, das Schwanken der einen oder andern vernachlässigt werden durfte; dabei stellte sich die Nothwendigkeit einer bedeutenden Einschränkung in der Zahl der besonders im letzten Jahrzehnt aufgestellten Arten heraus. Neben HAECKEL's Challenger-Report (88) dürfte dem zu Folge die angeführte geringe Zahl der Gattungen und Arten überraschen; indem ich auf die 4. Mittheilung verweise, bemerke ich hier nur, dass viele Freiheiten und Willkürlichkeiten nöthig waren, um 240 Siphonophorenspecies aufzutreiben. Ich habe nur 50 zusammengebracht, die mir wirklich die Bezeichnung „gute Arten“ zu verdienen scheinen; die zweifelhaften werden provisorisch bei denen aufgeführt, mit welchen sie in engster Beziehung stehen. Um bei dieser weitgehenden Veränderung im System Unklarheiten zu vermeiden, füge ich im Text zum giltigen Namen, dessen Berechtigung in Mittheilung 4 nachgewiesen werden soll, den gebräuchlichen oder den, unter welchem der gerade in Rede stehende Autor die Art einführte.

Die Ordnung der *Siphonophorae* ESCHSCH. bildet die zweite Abtheilung der Classe der Hydroiden. Sie zerfällt in 4 Unterordnungen: 1) *Calycophorae*<sup>1)</sup> LCKT., 2) *Physophorae* ESCHSCH., 3) *Cystophorae*<sup>2)</sup> K. C. SCHNEIDER, 4) *Chondrophorae* CHAM. et EYSENHARDT. Zu den Calycophoren gehören die Familien: 1) *Prayidae* KÖLL. p. p. K. C. SCHNEIDER mit den Gattungen: *Sphaeronectes* HUXLEY, *Praya* GGBR., *Mitrophyes* HCKL., *Hippopodius* Q. et G., 2) *Diphyidae* ESCHSCH. mit: *Diphyes* CUV., *Muggiaea* BUSCH, *Abyla* Q. et G., *Enneagonum* Q. et G. Zu den Physophoren gehören: 3) *Apolemidae* LESS. mit: *Apolemia* ESCHSCH., 4) *Agalmidae* BRDT. mit: *Anthemodes* HCKL., *Stephanomia* PÉR. et LES., *Athorybia* ESCHSCH., *Agalma* ESCHSCH., *Agalmopsis* SARS, *Nectalia* HCKL., 5) *Physophoridae* ESCHSCH., mit: *Physophora* FORSK., *Circalia* HCKL., *Angela* LESS., 6) *Forskalidae* HCKL. mit *Forskalia* KÖLL. Zu den Cystophoren gehören: 7) *Physalidae* BRDT., p. p. K. C. SCHNEIDER, mit *Rhizophysa* PÉR., *Pterophysa* FEWKES, *Epibulia* BRDT., *Physalia* LMCK. Zu den Chondrophoren gehören: 8) *Velellidae* ESCHSCH. mit: *Velella* LMCK. und *Porpita* LMCK.

An dem Siphonophorenkörper sind vier Arten von Anhängen zu beobachten: 1) Schwimmstücke, 2) Deckstücke, 3) Fangstücke, 4) Nährstücke. Jede Art tritt uns in mannigfachen Formen entgegen, ist jedoch immer ihrem Wesen nach mit Sicherheit bestimmbar. Wir sind auch im Stande, sämtliche Anhänge von Hydromedusen und Hydrotypen abzuleiten, wie das zuerst ausführlich von LEUCKART versucht worden ist; trotz der wiederholten Arbeiten über dieses Thema wird diese Untersuchung (siehe Näheres in der 5. Mittheilung) doch einige neue Auffassungen zu Tage fördern.

1) Schwimmstücke: Zu diesen gehören 3 Gruppen von Anhängen: die Gonophoren, die Schwimmglocken und die Schwimmblasen. Unter Gonophoren fasse ich, dem Sinn des Worts entsprechend, alle

---

1) Der von LEUCKART (54) gegebene Name *Calycophoridae* wurde in *Calycophorae* umgewandelt, da die Endung „idae“ ausschliesslich für die Namen von Familien nach § 28 der „Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere“, herausgegeben von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, verwendet werden soll.

2) Der Name wurde im Anschluss an den von HAECKEL (88) aufgestellten *Cystonectae* gewählt. Es erschien zweckmässig, alle 4 Namen der Unterordnungen gleich zu bilden. Der von CHUN (82) gewählte *Pneumatophoridae* enthält, wie CLAUS bereits 83 hervorhob, kein unterscheidendes Merkmal gegen die Physophoren und Chondrophoren, die alle, gleich den Cystophoren, echte Pneumatophoren sind, und kann deshalb nicht verwendet werden.

medusenähnlichen Anhänge zusammen, welche am Magenschlauch oder am Rudiment desselben Geschlechtsstoffe entwickeln. Wir können unter den Gonophoren wieder unterscheiden: Medusen, wie sie sich z. B. von *Veleva* und *Porpita* ablösen und grosse Selbständigkeit gewinnen; Geschlechtsglocken, die besonders den Calycophoren eigen sind und durch gelegentliche Entwicklung von Tentakelrudimenten und Sinneskörpern am Scheibenrande (*Praya medusa* METSCHN.) sich den Medusen sehr nähern können; schliesslich noch Sporosacs verschiedener Ausbildung, wie sie auch von den Hydroidstöcken bekannt sind.

Sehr eng ist die Beziehung der Schwimmglocken zu den Gonophoren, speciell zu den Geschlechtsglocken. Wir sehen bei einigen Calycophorenarten, z. B. *Praya plicata* Q. et G. (*Praya diphyes* KÖLL.) diejenige Knospe der Stammgruppen, welche bei der zunächst verwandten Form *Praya cymbiformis* zur ersten Genitalglocke wird, sich zu einer Schwimmglocke entwickeln und als solche an der Gruppe verharren, während die nachfolgenden Knospen zu Sporosacs sich ausbilden und nach und nach bei Eintritt der Reife abgestossen werden. Typische Schwimmglocken stellen fernerhin die hintern grossen Glocken von *Diphyes* und *Abyla* sowie die Glocken der Schwimmzone bei den Physophoren dar. Ganz anders zu deuten sind dagegen die gallertreichen grossen Bewegungsorgane der Prayiden sowie die vordern Glocken der Diphyiden, doch kann hierauf erst bei Besprechung der Deckstücke eingegangen werden.

Die Verwandtschaft der Blasen zu den Schwimmglocken erweist am sichersten die Embryologie, und wir werden deshalb im nächsten Abschnitt uns eingehender damit zu beschäftigen haben. Aber auch anatomische Uebereinstimmungen fehlen nicht (siehe Fig. A).

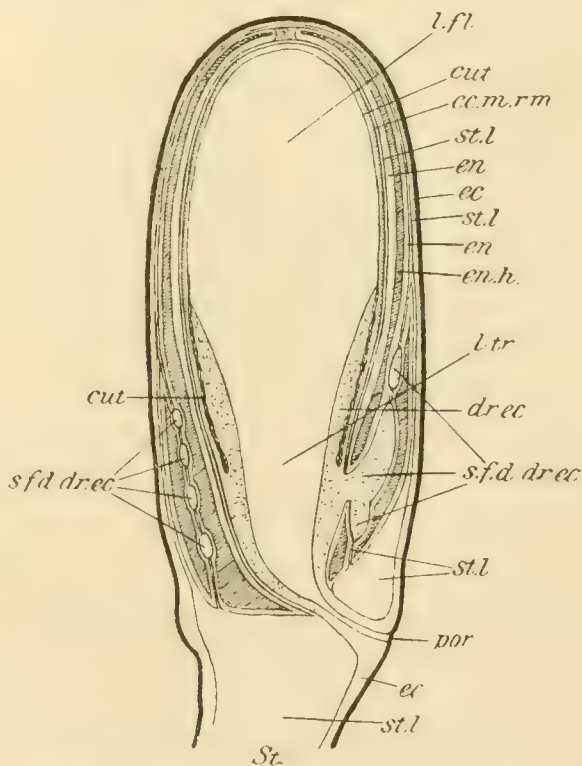


Fig. A *Physophora hydrostatica*, Schema der Schwimmlase. *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *st.l* Stützlamelle, *ec.m.r.m* Ektoderm (der Luftflasche) mit Ringmuskeln, *cut*. Cuticula, *en.h* Entodermhohlraum, *dr.ec* drüsiges Ektoderm, *s.f.d. dr.ec* septale Fortsätze des drüs. Ekt., *por* Porus. *l.fl* Luftflasche, *l.tr* Lufttrichter, *St* Stamm.

Wie bei vielen Sporosacs schliesst sich die weite Scheibenöffnung vollständig oder fast vollständig, das Velum verschwindet und die entodermalen Radiärcanäle verlieren ihre regelmässige Anordnung und Ausbildung. Wir finden im Umkreis des subumbrellaren Ektodermkerns, welcher bei den Schwimmglocken mit perlschnurförmig ausgebildeter Ringmuskulatur ausgestattet ist, einen weiten, durch eine verschiedene Anzahl von Längssepten eingetheilten Entodermraum, der proximalwärts sich nicht wie bei den Glocken zu engem Stielcanal verschmälert, sondern ziemlich unmittelbar in das Lumen des Stammes übergeht. Zu diesen unwesentlichen Unterschieden gesellen sich wichtigere, welche den Ektodermkern, die Subumbrella, betreffen. Diese bildete sich zum Luftsack um, indem der proximale Theil zum drüsigen, Luft abscheidenden, sogenannten „Lufttrichter“ wurde, der distale grössere Theil jedoch sich mit einer mehrschichtigen Cuticularbildung auskleidete, die als sogenannte „Luftflasche“ die vom Trichter abgesonderte Luft aufnimmt. In dieser Umbildung der Subumbrella in einen drüsigen proximalen und in einen mit kräftiger Cuticula ausgestatteten distalen Theil liegt der wesentliche Unterschied der Blasen zu den Glocken, der aber sehr an Bedeutung verliert, wenn wir die Entstehung der Blase (siehe Theil B) bedenken und zugleich gebührend berücksichtigen — was bis jetzt noch von keiner Seite geschehen ist —, dass trotz der eigenartigen Umbildungen im Epithel die Ringmuskellage, dieses so auffällige Characteristicum der Glockensubumbrella, sich erhält. — Wie die Sporosacs in sehr verschiedenem Bau vorliegen, so ändert sich auch der Bau der Blasen in mannigfaltigster Weise ab. Drei Typen sind zu unterscheiden, die sich auf die drei Unterordnungen der Physophoren, Cystophoren und Chondrophoren vertheilen. Bei den erstern schwindet die distale Oeffnung ganz, dagegen tritt bei der Familie der Physophoriden am Stammanfang eine canalartige Ausmündung des Trichters nach aussen auf, die bei *Angela* sogar im Verein mit dem Lufttrichter als eigenartiges Anhängsel (HAECKEL'scher Aurophor) weit hervorragt (Fig. Y). Wir werden in Mittheilung 3 sehen, welch grosse Bedeutung diese Ausmündung für die Biologie und die Systematik besitzt. — Die Eigenart der Cystophorenblase liegt, ausser in der distalen Oeffnung, in der merkwürdigen Ausbildung des Lufttrichters, der entweder am proximalen Ende wurzelförmige Ausläufer zur Vergrösserung des Luft abscheidenden Ektoderms treibt (*Rhizophysa*, *Pterophysa*) oder sich in eine einfache Platte (*Physalia*) umwandelt, während zugleich die Luftflasche verloren geht. Bei den Chondrophoren dagegen verdickt sich die Luftflasche auffallend und

kammert sich vielfach; der Lufttrichter scheint gleichfalls stark modificirt, indem er aus vielen, zarten, sich verästelnden Röhren besteht, die von der Basis der Kammern aus im Ektoderm des Centralkörpers (siehe Mittheilung 3) und der Polypen sich verbreiten, inwendig von einer chitinigen Cuticula ausgekleidet und am freien, proximalen Ende durch einen drüsigen Zellenpfropf, der frei in das Lumen hineinragt, abgeschlossen sind. Physiologisch sind wohl nur diese Enden der Röhren dem Lufttrichter der andern Blasen gleichzusetzen, die von Chitin ausgekleidete Strecke aber der Flasche selbst zuzurechnen. Der Auffassung CHUN's (88), als fehle der Trichter überhaupt ganz, als erfolge eine directe Athmung atmosphärischer Luft durch die distalen, nicht in der Einzahl, sondern, z. B. bei *Porpita*, in grosser Menge vorhandenen Stigmen und als dienten die den Centralkörper durchsetzenden Röhren, wie die Tracheen der Insecten und Spinnen, zur Luftverbreitung im Gewebe, muss ich meinen Befunden gemäss entgegengetreten (siehe Mittheilung 3).

2) Deckstücke: Die Deckstücke sind, wie schon LEUCKART (53) es annahm, als modificirte Polypen aufzufassen. Diese Ansicht steht in Gegensatz zu der jetzt allgemein verbreiteten, welche die Deckstücke von Medusen ableitet und sich dabei, in seltsamer Unkenntniss der Literatur, auf LEUCKART stützt. Beweisgebend für die hier vertretene Ansicht ist die Entstehung vieler Deckstücke als polypenähnliche Gebilde und weiterhin, dass sich, was bis jetzt nirgends in seiner vollen Bedeutung beobachtet wurde, in verschiedenen Fällen der Entodermcanal mit dem Ektoderm verbindet und in einem Fall dauernd ausmündet. Fig. C und Figg. 1—3 zeigen das primäre larvale Deckstück von *Physophora* sowie die secundären larvalen Deckstücke beider *Agalma*-Arten. Besonders an den Deckstücken von *Agalma elegans* ist die Mundöffnung deutlich wahrzunehmen; bei der ersten Anlage des Deckstücks fehlt sie zwar noch, wie ja auch an jungen Polypen, aber es fehlt gleichfalls die Gallerte, und nur die bereits früh sich anlegenden Zacken im äussern Epithel geben einen Unterschied zu Polypen. Dieser wird um so unerheblicher, wenn wir bedenken, dass bei *Pterophysa* an typischen Polypen auch seitliche, allerdings ihrem Wesen nach noch ungenau erforschte Ausstülpungen sich vorfinden. Als wichtigstes Beispiel ist jedoch die Calycophore *Praya*, eine der ursprünglichsten Siphonophoren, anzusehen. Die dicke Gallertmasse der Deckstücke (Fig. 4) wird dauernd durchzogen von einem feinen, nur in seiner proximalen Partie angeschwollenen Canal, der distal ausmündet. Nirgends wird dieses Canales Erwähnung gethan, nur

VOGT (54) deutet ihn auf seiner fig. 1, tab. 17, an. Aber auch in anderer Hinsicht sind die Deckstücke von *Praya*, welche gerade als Beweisstücke für die enge Verwandtschaft der Deckstücke mit Medusen betrachtet werden, interessant. Sie zeigen im jungen Zustand 3 (Fig. 12), später 5 (Fig. 4) sogenannte Mantelgefässe, die von der Insertionsstelle der Deckstücke am Stamm abgehen und auf die Radiärcanäle der Glocken bezogen werden. Eine eingehende Untersuchung lehrt nun, dass diese Canäle gar nicht dem Deckstück angehören, sondern als Seitenäste des zuführenden Gefässes im stark verbreiterten musculösen Stiel sich in dessen Substanz und zwar unmittelbar an der Oberfläche der Deckstückgallerte ausbreiten. Sowohl junge wie ausgebildete Deckstücke lassen das mit Sicherheit erkennen; nur secundär treten die Gefässe ein kurzes Stück in die Gallerte ein. Um so weniger sind diese sogenannten „Mantelgefässe“, die man vielmehr „Nebengefässe des Stielcanals“ nennen muss, zu den Radiärgefässen in Beziehung zu setzen, als sie auch an Glocken vorkommen, und zwar stets da, wo eine lamellöse Ausbildung des Stieles Statt hat (Fig. 14). Wir haben also im *Praya*-Deckstück nichts andres vor uns als einen Polypen, dessen Entodermcanal im Lumen stark reducirt und dauernd von jugendlich indifferentem Epithel, ausser im proximalen, als Saftbehälter dienenden Abschnitt, ausgekleidet ist, dessen Ektoderm durch starke Gallertentwicklung sich weit von der Stützlamelle entfernt und zu zartem Plattenepithel umgestaltet. In all diesen Eigenschaften liegt kein bedeutungsvoller Unterschied zu typischen Polypen vor, vielmehr finden wir bei diesen Modificationen in der gleichen Richtung gelegentlich angedeutet.

Das einzige Beispiel, welches für die Abstammung der Deckstücke von Glocken sprechen würde, liefert *Athoria larvalis* HCKL. (88, p. 202, tab. 21), da hier am distalen Ende der langen Deckstücke wirklich durch ektodermale Einstülpung eine kleine Schwimmhöhle entsteht, die von 4 Radiär- und einem verbindenden Ringgefäss eingeschlossen wird. Indessen steht *Athoria* in engster Beziehung zu *Athorybia*, welche der Schwimmhöhlen an den Deckstücken entbehrt und die wiederum als geschlechtsreif gewordene Physophorenlarve (siehe unter B) die primäre Form darstellt, nicht von *Athoria* abgeleitet werden kann. So ist die Schwimmhöhle der Deckstücke letzterer als Neuerwerbung anzusehen, die uns nur wieder die schon längst erwiesene enge Beziehung zwischen Meduse und Polyp drastisch bestätigt.

In ganz anderer Weise kommt eine Beziehung von Meduse zu Polyp an den grossen Locomotionsorganen der Prayiden zu Stande.

Wie uns die Entwicklungsgeschichte der Calycophoren lehrt und später ausführlich besprochen werden wird, tritt sofort bei Anlage der ersten Glocke dicht neben dieser ein blinder Entodermcanal auf (Fig. B), der sich zum Saftbehälter entwickelt und reichlich von Gallerte umgeben ist. Das fertige Locomotionsorgan der Prayiden zerfällt also in zwei, allerdings eng zusammengefügte Theile, von denen jener, welcher die Schwimmhöhle enthält, bei der einglockigen *Sphaeronectes* (Fig. 5) die ventrale Hälfte, der andere, in dem der Saftbehälter sich vorfindet, die dorsale Hälfte einnimmt. Saftbehälter und Stielgefäß des Glockentheiles treffen median an der Ansatzstelle des Stammes zusammen. — Es ist nun aus mehreren Gründen unmöglich, den Saftbehälter mit sammt seiner Gallertumgebung als blossen Anhang des Glockentheiles zu betrachten. Bei *Hippopodius* z. B. überwiegt der Gallerttheil weit den Glockentheil, bei *Mitrophyes* HCKL. (*Amphicaryon* CHUN) kommt sogar letzterer ganz oder fast ganz zum Schwinden, so dass wir ein schildförmiges Deckstück zu sehen glauben. In der That handelt es sich um nichts anderes. Die Prayiden- und Diphyidendeckstücke bestehen gleich dem dorsalen Theil der grossen Locomotionsorgane aus einem Saftbehälter und umgebender Gallerte, sind also im Bau jenem völlig gleichwerthig. Schon daraus dürften wir auf eine Vereinigung von Glocke und Deckstück an der Stammspitze der Calycophoren schliessen, deren Bedeutung später noch besprochen werden soll; den schlagenden Beweis scheint mir aber der Vergleich der Calycophorenlarve mit der der Physophoren (wenigstens von *Stephanomia* [*Crystallodes* HCKL.], *Athorybia*, *Agalma elegans* [sarsii LCKT.] und *Physophora*) zu geben, der im nächsten Capitel durchgeführt werden wird. Ich kann daher die eigenartigen, zweiorganigen Glocken der Prayiden nicht länger als einfache Glocken bezeichnen, sondern nenne sie, ihrem Doppelcharakter entsprechend, „Deckschwimglocken“ oder einfach „Deckglocken“, da unter „Glocke“ stets eine typische Schwimglocke gemeint ist. Wie sehr die Schutzleistung neben der Bewegungsleistung sich an den Deckglocken behauptet, das soll gleichfalls später dargelegt werden; erwähnt sei hier nur noch, dass sich meine Eintheilung der Calycophoren in Prayiden und Di-

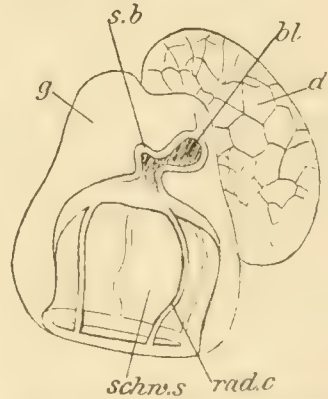


Fig. B. *Diphyes appendiculata*, Larve (nach GEGENBAUR, 53). *d* Dotter, *g* Gallerte, *s. b* Saftbehälter, *bl* Blastocöl, *schw. s* Schwimmsack, *rad. c* Radiärcanal.

phyiden zum Theil auf die Beschaffenheit der grossen Locomotionsorgane am Vorderende des Stammes stützt, indem bei den Prayiden nur Deckglocken (1 bis viele), bei den Diphyiden neben einer vordern Deckglocke noch eine echte Schwimmglocke sich vorfindet, welche letztere jedoch rückgebildet werden kann (*Muggiaea*, *Enneagonum*).

Gleichfalls nur kurz erwähnt sei, dass höchst wahrscheinlich der *Verella*-Kamm als modificirtes Deckstück und vielleicht auch der Randsaum beider Chondrophorengattungen als eine Summe abgeänderter Deckstücke gedeutet werden kann.

3) Fangfäden: Weniger Sicherheit als über die Ableitung der Blasen und der Deckstücke konnte ich über die der Fangfäden gewinnen. Die ursprüngliche und auch jetzt noch wohl am weitesten verbreitete Ansicht glaubt den einzigen Fangfaden, den wir stets oder fast stets mit je einem Polyp oder Taster vergesellschaftet finden, als direct zu diesem gehörig, unter der Annahme, dass von den zahlreichen, zumeist dem Mund genäherten, gelegentlich (Claviden) aber auch über den Körper verstreut stehenden Tentakeln der Hydroidpolypen nur einer, und zwar in basaler Stellung, sich erhalten hat. Unleugbar ist die enge Beziehung von Polyp und Fangfaden, trotzdem möchte ich mich jedoch der zuerst von CLAUS (88) vorgetragenen Auffassung anschliessen, dass der Siphonophoren-Fangfaden nicht ein Polypenorgan, sondern selbst einen modificirten Polypen darstellt. Zunächst ist zu betonen, dass aus der Morphologie kein triftiger Grund gegen diese Deutung zu gewinnen ist, da wir bei *Apolemia* modificirte Polypen finden, welche, trotz ihrer normalen Vereinigung mit einem typischen *Apolemia*-Fangfaden, doch selbst den Charakter von Wehr- und Angriffsorganen annehmen. Es sind dies die kurzen, rothgefärbten, mit Nesselzellen übersäten, im Entoderm wabig-zelligen Polypen, welche zu 1 bis 3 oder 4 in jeder Stammgruppe vorkommen. Fernerhin finden wir die Fangfäden der Chondrophoren ausserordentlich polypen-, speciell tasterähnlich. Dem gegenüber steht aber wieder, dass einfache Hydroidtentakel, z. B. von *Pteronema darwini* HCKL., durchaus die Ausbildung von Siphonophoren-Fangfäden gewinnen können. Ich lege daher auf die Ergebnisse der vergleichenden Morphologie wenig Gewicht, sondern stütze mich allein auf die der Anatomie und Embryologie. Zunächst muss ich die directe Zugehörigkeit des Fangfadens zum Polypen bestreiten. Beide sitzen, wie die Befunde an sämtlichen Siphonophoren mit Ausnahme der aberrant gebauten Chondrophoren und der *Physalia* (*Angela*, die wahrscheinlich auch abweichende Verhältnisse zeigt, konnte ich nicht untersuchen) lehren, gemeinschaftlich

einem vom Stamme sich abzweigenden Stiel auf, den man bis jetzt ganz allgemein als Polypenstiel gedeutet hat. Wir dürfen nun die Stiele überhaupt nicht zu den verschiedenen Organen direct hinzurechnen, wenn sie mit diesen auch in engstem genetischen Zusammenhang stehen; vielmehr gehören diese Bildungen, in welcher Gestalt sie auch auftreten mögen, eben so gut wie der Stamm selbst, allen Anhängen gemeinsam zu und repräsentiren secundäre Sprossungen, welche den Zusammenhang der Anhänge vermitteln, für deren morphologische und physiologische Bedeutung aber ganz unwesentlich sind, ja in vielen Fällen einzelnen Anhängen, in mehreren Fällen sogar dem ganzen Thier abgehen können. So zeigen an den ausgewachsenen Thieren die verschiedenen Stiele eine gemeinsame, mit der des Stammes übereinstimmende Structur, nie aber gewinnen sie für die Anhänge andere Bedeutung, als die, dass sie Tragapparate derselben bilden. Das wird am deutlichsten bei *Forskalea*, wo an ein und demselben Stiel, der durchaus die Beschaffenheit des Stammes hat, neben einem Polypen und einem Fangfaden noch eine ganze Anzahl Deckstücke ansitzen. Wir sehen hier zugleich evident die Gleichwerthigkeit der Ansprüche, welche alle diese Anhänge an den Stiel haben, und der Fangfaden erscheint nur als der dem Polypen am meisten genäherte Anhang.

Der Stiel, an welchem der Polyp sitzt, grenzt das Lumen seines Entodermcanals gegen das des Polypen durch eine ringförmige Klappe <sup>1)</sup> ab. An dieser Stelle entspringt der Fangfaden, und zwar steht seine Stützlamelle in unmittelbarstem Zusammenhang mit der Lamelle, welche die Klappe stützt. Niemals entfernt sich der Fangfaden von diesem Punkte (Fig. 6). Solche Constanz der Lagebeziehungen, die einer principiellen Unabhängigkeit des Fangfadens vom Polypen entspricht, scheint mir sehr schwer erklärlich, wenn der Fangfaden von den Mundtentakeln der Hydroidpolypen abgeleitet werden soll; die enge Nachbarschaft beider Anhänge ist dagegen sehr einfach als eine secundäre erklärbar, da nothwendiger Weise der die Beute dem Polypen zuführende Anhang nicht weit von diesem entfernt sein darf.

Auch die Entwicklungsgeschichte lehrt, wie wir bald sehen werden, eine grosse Selbständigkeit des Fangfadens gegen den Polypen, und an den jungen Stammgruppen der ausgewachsenen Thiere entwickeln

---

1) Bei *Forskalea* fehlt die Klappe, sie wird hier vielleicht durch die enorme Entwicklung der Stiellamelle überflüssig.

sich beide in ähnlicher Unabhängigkeit und Zusammengehörigkeit, wie dies für Gonophor und Deckstück gilt (siehe unter C, 3).

Kurz möchte ich auf die eigenartigen Verhältnisse bei *Physalia* hinweisen. Stets ist hier der Fangfaden vom Polypen räumlich getrennt, indessen nur scheinbar, da vielmehr der Polyp sich in zwei Hälften zerlegt hat, die sich von einander entfernen, deren eine jedoch sich dem Fangfaden in der gewohnten Weise anschmiegt. Die als Polypen gedeuteten Anhänge bestehen nur aus Schlund und Magentheil; der basale Abschnitt, welcher ganz allgemein bei den Siphonophoren im Ektoderm eine Bildungsstätte von Nesselzellen, von der aus in vielen Fällen der Fangfaden mit Geschossen versorgt wird, repräsentirt, hängt jedoch als sogenanntes Tentakelbläschen dem Fangfaden an, und die Ursache für dieses eigenartige Verhalten ergibt sich aufs einfachste aus der Beobachtung, dass von Tentakelbläschen aus der Fangfaden seine Geschosse bezieht. Weiterhin ist auffallend, dass die mundlosen sogenannten „Genitaltaster“ der Gonophorentrauben, welche nichts anderes als typische Polypen sind, wie alle möglichen Uebergänge erweisen, zunächst nicht von Fangfäden begleitet sind und häufig auch nach der Ausbildung eines Mundes noch immer keinen in ihrer Nachbarschaft zeigen. Meist entwickelt sich jedoch ein Fangfaden sammt Tentakelbläschen neben ihnen, und es ist sehr wohl möglich, dass er in den Fällen, wo er zu fehlen scheint, abgerissen wurde, gerade wie auch andererseits der Polyp oft neben dem Fangfaden gar nicht mehr oder nur als winziger Stumpf nachweisbar ist.

Die angedeuteten Verhältnisse an den Gonophorentrauben, welche in Mittheilung II weiter ausgeführt und mit Skizzen belegt werden sollen, sind um so interessanter, als sie eben so wie bei *Physalia* auch bei *Rhizophysa* und *Epibulia* (wahrscheinlich auch bei *Pterophysa*) vorliegen. Sie beweisen eine derartig enge Beziehung der drei Gattungen zu einander, dass es mir unthunlich erscheint, auf weniger wichtige Merkmale hin, wie z. B. Verkürzung des Stammes und Vergrößerung der Blase — die beide nebenbei in fortschreitender Entwicklung von *Rhizophysa* über *Epibulia* zu *Physalia* sich vollziehen — die Cystophoren in mehrere Familien einzutheilen.

4) Nährstücke: Ueber die Ableitung der Nährstücke von Hydroidpolypen kann kein Zweifel sein. Zu unterscheiden sind: a) die echten Polypen oder Magenschläuche (schlechthin Polypen genannt), welche die Beute aufnehmen und verarbeiten, und b) die Taster, welche keine Beute aufnehmen und, wie es scheint, nur durch Abscheidung von Excreten am Verdauungsgeschäft Theil nehmen. Wie diese Charakte-

ristik andeutet, drückt eigentlich der Name Taster nicht den wesentlichen Unterschied letzterer Anhänge zu den Magenschläuchen aus, denn als Taster functioniren in Wirklichkeit auch die Polypen, und man kann bei vielen Polypen, dagegen nicht bei allen Tastern, typische Sinneszellen im Ektoderm des distalen Endes nachweisen. Ich behalte jedoch den Namen bei, weil er allgemein eingebürgert und nicht leicht durch einen bessern zu ersetzen ist.

Unter Taster sind sehr verschiedenartige Bildungen zusammenzufassen. Dass die Taster allgemein mundlos sind, ist durch die neuesten Untersuchungen widerlegt worden; ja wenn man mit HAECKEL die gelegentlich vorn sich öffnenden Taster als Cystonen oder Afterblasen von den stets vorn verschlossenen als echten Tastern oder Palponen unterscheiden will, so bleiben als letztere nur wenige der Gebilde, die ursprünglich als typische Taster gedacht sind, ja es ist die Frage, ob überhaupt nur eine der Tasterformen sich dauernd vorn geschlossen hält. Am wahrscheinlichsten ist das für die *Physophora*-Taster, welche nicht excretorisch thätig zu sein scheinen; indessen übernehmen diese Gebilde die Function von Deckstücken eben so gut wie die echter Taster. Ueber die andern, sonst bekannten Taster sei kurz eine Uebersicht gegeben. Den Calycophoren fehlen sie ganz, denn auch die von CHUN (88) bei *Praya dubia* (*Stephanophyes superba* CHUN) geschilderten mundlosen Polypoide sind nicht als Taster, sondern als rudimentäre Polypen, als Reste von Stammgruppen zu bezeichnen (Näheres siehe nächste Mittheilung). Gleichfalls fehlen sie den Chondrophoren, und die Beobachtung von Tastern bei *Epibulia* (HAECKEL 88) unter Cystophoren scheint mir in Rücksicht auf die sonstigen engen Beziehungen von *Epibulia* zu *Rhizophysa* und *Physalia* der Bestätigung zu bedürfen. Keine der Physophoren lässt sie dagegen vermissen. Bei *Apolesia* sollen nach HAECKEL (88) sowohl Taster wie Cystonen vorkommen; indessen sind die Cystonen die bereits oben bei den Fangfäden erwähnten, eigenartigen, zu Nesselzellträgern umgebildeten Polypen, deren blasiges Entoderm nicht excretorisch thätig ist; und die excretorisch thätigen Taster zeigen durch allmähliche Umbildung im Entoderm während des Wachstums so beträchtliche Annäherungen an die Polypen, dass ich nicht anstehe, eine directe Entwicklung zu solchen anzunehmen. Diese würde jedenfalls nicht für alle Taster gelten, und auch die andere Einschränkung würde gelten müssen, dass sich Polypen auch direct entwickeln.

Für *Anthemodes*, *Agalma*, *Agalmopsis* und *Nectalia* ist zum Theil nachgewiesen, zum Theil kaum anzuzweifeln, dass die Taster, in deren

Entoderm Excretballen erzeugt werden, diese auswerfen können; für *Stephanomia* (*Crystallodes* HCKL.) und *Athorybia* bleibt es zweifelhaft eben so wie für alle Physophoriden. Auch von *Forskalea* konnte ich eine zeitweilige Oeffnung des Vorderendes zum Zwecke der Ausstossung von Excreten nicht nachweisen. HAECKEL behauptet sie zwar, aber seine Angaben beruhen auf einer vollständigen Verkennung der Sachlage. Für die *Forskalea*-Taster ist charakteristisch die Abscheidung eines gelb-rothen Secrets im Entoderm des Vorderendes (Fig. 7); dieses wird bei Reizung des Thieres unter Berstung der seitlichen Körperwand ausgeworfen, jedenfalls um Feinde damit zu schrecken. HAECKEL fasst irrthümlicher Weise das Secret als Excret auf und behauptet eben so irrthümlich, es würde durch einen distalen, zeitweilig sich öffnenden Mund ausgestossen.

Eine Trennung der Taster in Palponen und Cystonen ist dem Gesagten zu Folge nicht durchzuführen. Ich definire die Taster als lediglich excretorisch wirkende Polypen, die in manchen Fällen besonders zur Tastfunction geeignet sind, in andern dagegen wieder zum Schutz und vielleicht auch zu einer, wenn auch nur geringfügigen, Locomotion dienen. In keiner dieser drei Eigenschaften liegt ein principieller Unterschied zu den echten Polypen vor, denn wir dürfen die beiden letztgenannten sehr wahrscheinlich auch den eigenthümlich flügelartig verbreiterten Polypen von *Pterophysa* zuschreiben.

## B. Bau der Larven.

Die Larven der Siphonophoren erscheinen auf den ersten Blick von sehr verschiedenartigem Bau. Unsere Kenntnisse von ihnen sind noch sehr lückenhafte, doch geht man vielleicht nicht fehl, wenn man jeder der vier Unterordnungen eine bestimmte Larvenform zuschreibt, die, so verschieden sie auch — z. B. bei den Physophoren — sich gestalten mag, doch den Larven der andern Hauptgruppen gegenüber sich leicht erkennen lässt. Leider vermochte ich aus Mangel an Material nicht selbst embryologische Untersuchungen anzustellen und fischte auch nur eine geringe Zahl bereits entwickelter Larven aus dem Auftrieb heraus. Doch hoffe ich bei ausführlicher Berücksichtigung der Literatur den Nachweis führen zu können, dass die vier Larvenformen sich unter einander im Bau entsprechen und wir daraus eine für die ganze Ordnung der Siphonophoren typische Larve ableiten können.

GEGENBAUR, als der erste Beobachter jüngster Larvenstadien, beschrieb (53, p. 332–334) an der Planula von *Diphyes turgida* GGBR. (von ihm zuerst *D. sieboldi* KÖLL. genannt) die Anlage einer Schwimm-

glocke, die er als die zweite und hintere des ausgewachsenen Thieres betrachtete, weil das zuführende Entodermgefäß an die Kuppe des Schwimmsackes herantritt, nicht wie bei der ersten und vordern nahe dem Ringcanal eimündet (siehe hierzu Fig. B). Da sein Material bald abstarb, konnte er nicht wissen, dass die erste, *Sphaeronectes*-ähnliche Glocke keiner der beiden spätern, kantentragenden Glocken entspricht, sondern beim Auftreten letzterer abgestossen wird. Der Stamm mit seinen Anhängen sollte sich nach GEGENBAUR aus einigen Knospen entwickeln, während aus dem übrigen, grosszelligen Larvenkörper der Saftbehälter seinen Ursprung nähme. Bereits CLAUS (63, p. 555) überzeugte sich aber an einem nur wenig ältern Jugendstadium, dass der grosszellige Rest mit dem Saftbehälter gar nichts zu thun hat, sondern bei der Knospung der Stammgruppen verbraucht wird. Er fasste auch die entstandene Glocke als erste auf, weil der Saftbehälter, genau wie bei dem ausgewachsenen Thier, am Schwimmglockenstiel ansitzt.

Bei A. AGASSIZ (65) finden wir die erste Schilderung über die Entwicklung einer Physophore, der *Agalmopsis bijuga* DELLE CHIAJE (bei AGASSIZ *Nanomia cara*), deren Larve von der von *Diphyes* sich wesentlich unterscheidet. Sie zeigt (Fig. W) einen hinten gelegenen Polypen und eine vordere Luftblase, über deren Bildung wir nichts erfahren; an der Grenzstelle beider sprossen Fangfäden, deren Nesselknöpfe die für die junge *Agalmopsis* charakteristische plumpe Birnenform zeigen, weitere Polypen, Taster und Deckstücke hervor; erst relativ spät entwickeln sich die Schwimmglocken. Die Ausbildung des Stammes wurde nicht verfolgt.

Auch KOWALEWSKY (68) hatte die Larve einer *Agalmopsis bijuga* vor sich, obgleich er sie für die von *Agalma rubrum* VOGT ansah. Er beobachtete nur die Anlage des ersten Fangfadens zwischen Blase und Polyp; die Blasenöhle hielt er irrthümlicher Weise für eine abgeschnürte Partie der Entodermhöhle.

Ausführlichere Untersuchungen gelangen erst HAECKEL 1869 bei *Physophora*, *Stephanomia* (bei ihm *Crystallodes*) und *Athorybia*. Zuerst bildet sich bei sämtlichen Arten (Textfiguren C—E) am dicken (vordern) Larvenende ein grosses, kappenförmiges Deckstück, das später abgestossen wird; daneben entsteht die Blase, deren innern Hohlraum HAECKEL gleich KOWALEWSKY vom Blastocöl ableitete. Der erste Magenschlauch tritt auf am hinteren Larvenende, und zwischen ihn und die Blase schiebt sich der Fangfaden mit den larvalen Nesselknöpfen.

Im Einzelnen zeigen sich Unterschiede, die näher besprochen werden müssen. Der Entodermcanal des kappenförmigen Deckstücks endet bei *Stephanomia* und *Athorybia* blind in der Gallerte, bei *Physophora* (Fig. C) aber erreicht er, wie schon weiter oben angegeben

Fig. C.

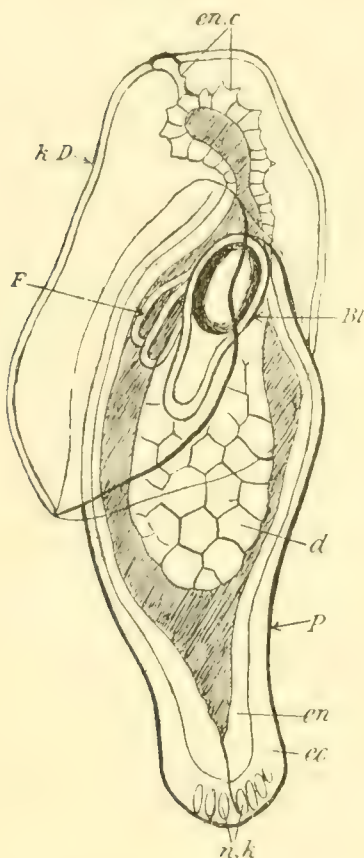


Fig. D.

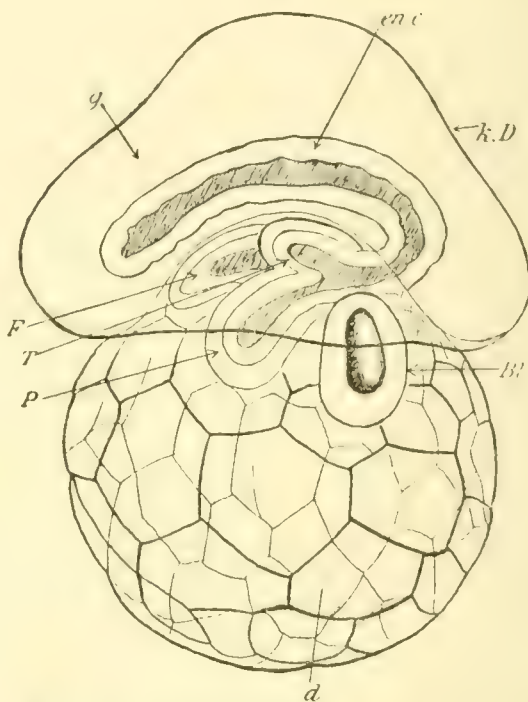


Fig. D. *Stephanomia incisa*, Larve (nach HAECKEL, 69 [*Crystallodes*]). *en.c* Entodermcanal, *d* Dotter, *g* Gallerte, *Bl* Blase, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *T* Taster.

Fig. C. *Physophora hydrostatica*, Larve (nach HAECKEL, 69). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *en.c* Entodermcanal, *n.k* Nesselkapseln, *Bl* Blase, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

wurde, unter plötzlicher Verdünnung die Oberfläche. Das Dottermaterial der Planula kommt bei *Physophora* direct in den Larvenkörper zu liegen, indem der hintere Theil der Planula wie bei *Agalmopsis bijuga* und *Diphyes* zum Polypen wird; bei *Athorybia* und *Stephanomia* dagegen bildet es (Fig. D u. E) einen bruchsackförmigen Anhang, der entgegengesetzt jener Larvenseite verharret, an welcher der Fangfaden und das Deckstück sich entwickeln. Der Polyp tritt gleich dem Fangfaden als Knospe auf, und zwar neben und hinter diesem, so dass der Dotter dem zu Folge grosse Selbständigkeit gewinnt. HAECKEL folgert aus diesem eigenthümlichen Verhalten, dass bei beiden Arten im Dottersack der primäre Polyp zu erkennen sei, der rückgebildet wird; demnach sei der bleibende erste Polyp in Wahrheit der zweite. — Man

kann sich dieser Ansicht auf keine Weise anschliessen. Wie wir bei *Agalma elegans* sehen werden, erhält sich auch hier der Dotter — oder, was das Gleiche ist, das embryonale Entoderm der Planula — sehr lange in Form einer mächtigen, seitlichen Verdickung des Larvenkörpers, die erst bei Ausbildung neuer Anhänge aufgebraucht wird. Bei *Stephanomia* ist dieses Verhalten gesteigert durch äusserliche Isolirung des Dotters; deshalb im Dotter aber einen rudimentär gewordenen Polypen zu erkennen, erscheint durchaus unbegründet.

Die Fortentwicklung der Larven von *Stephanomia* und *Physophora* ist, soweit sie

HAECKEL verfolgen konnte, eine durchaus verschiedene. Neben der Ursprungsstelle des

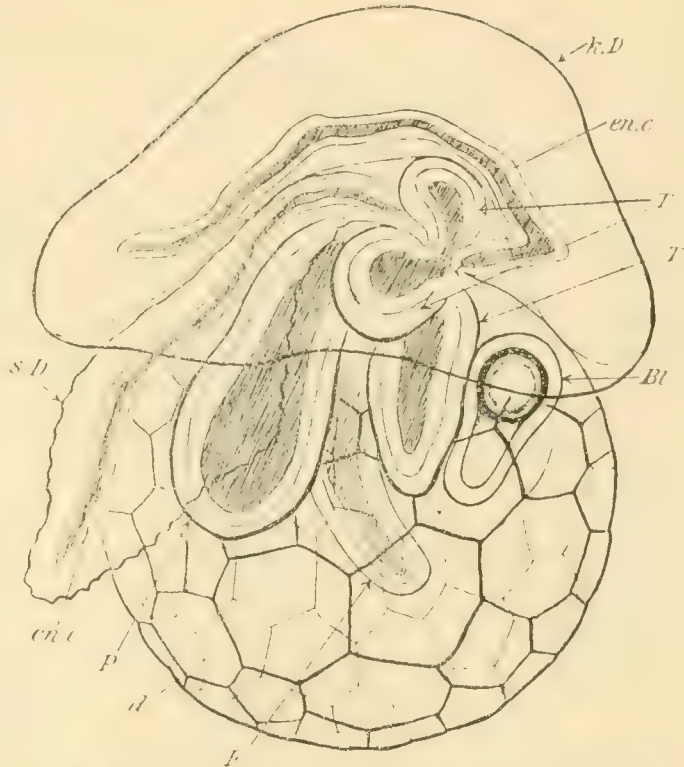


Fig. E. *Athorybia rosacea*, Larve (nach HAECKEL, 69).  
en. c Entodermcanal, d Dotter, k. D kappenförmiges Deckstück, s. D secundäres Deckstück, Bl Blase, P Polyp, F Fangfaden, T Taster.

Fig. F.

Fig. F u. G. *Physophora hydrostatica*, Larve. Fig. F von oben, Fig. G von unten gesehen. In Fig. F sieht man die Umrisse des Polypen durchscheinen; in Fig. G sind 2 Taster nur theilweis dargestellt. ec.w Ektodermwulst, n.k Nesselkapseln, n.kn Nesselknöpfe, Bl Blase, k. D kappenförmiges Deckstück, F Fangfaden, P Polyp, T Taster, Gl Schwimmglocken, Kn Knospen.

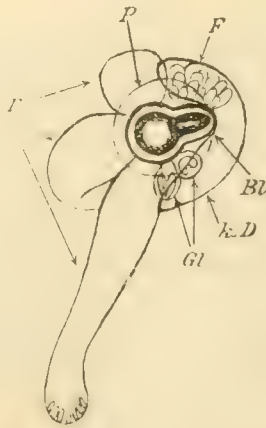
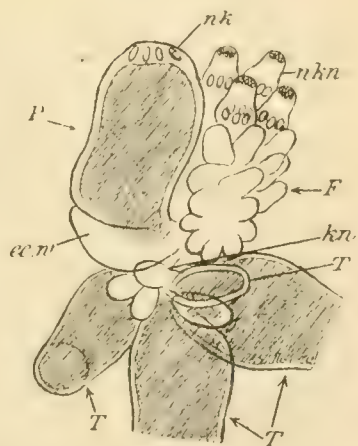


Fig. G.



kappenförmigen Deckstücks und des Fangfadens von *Physophora* knospen nur Glocken und Taster (Fig. F u. G), bei *Stephanomia* jedoch

treibt der Deckstückstiel (Fig. H) nach und nach eine Anzahl neuer Deckstücke, die mit dem kappenförmigen darin übereinstimmen, dass ihr Entodermcanal blind endet, in der Form sich aber stark unterscheiden. Sie um-

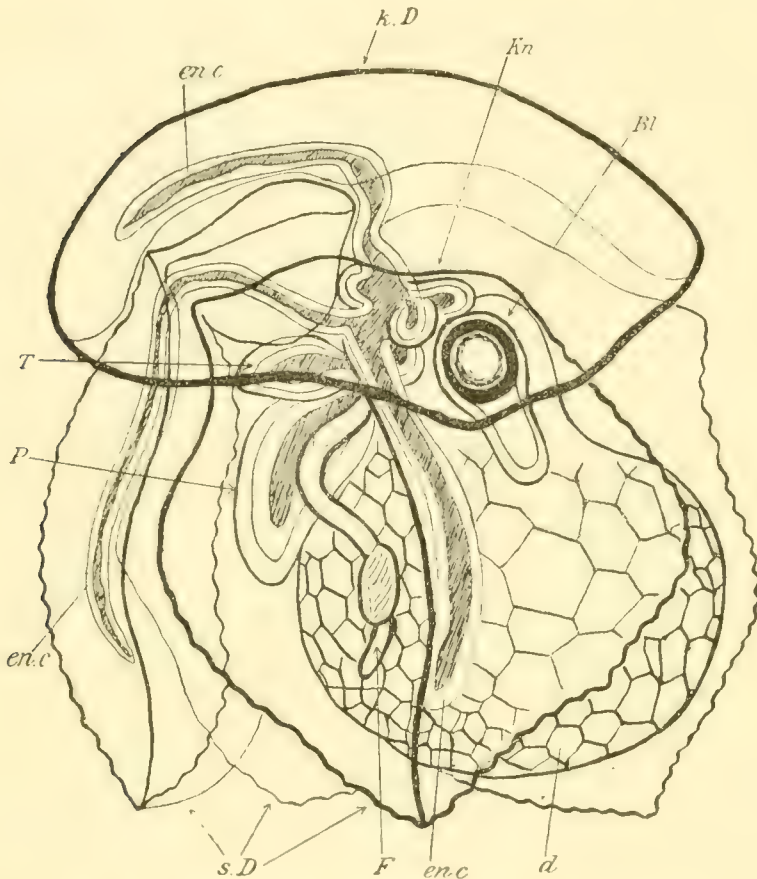


Fig. II. *Stephanomia incisa*, Larve (nach HAECKEL, 69 [*Crystallodes*]). en.c Entodermcanal, d Dotter, Bl Blase, k.D kappenförmiges Deckstück, s.D secundäre Deckstücke, P Polyp, F Fangfaden, T Taster, Kn Knospen.

scheiden. Sie umhüllen die Blase und die übrigen Theile von allen Seiten und gewinnen so die grösste Aehnlichkeit, ausser in der Form, auch in der Anordnung mit den Deckstücken der ausgewachsenen *Athorybia*. Um so auffallender ist diese Aehnlichkeit, als an der ausgewachsenen *Stephanomia* die Deckstücke anders geformt sind und sich unabhängig von einander über den Stamm vertheilen; bei der Larve jedoch, ebenso wie

bei *Athorybia*, sitzen sie an einem gemeinschaftlichen Träger, der (siehe auch Fig. 3 u. 4 von *Agalma elegans*) ausgiebig musculös ist und eine Bewegung der Deckstücke und hierdurch wieder eine, allerdings geringfügige Locomotion des ganzen Thiers ermöglicht. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass bei Entwicklung des Stammes der Deckstückträger sammt den Deckstücken, ebenso wie schon früher das primäre kappenförmige Deckstück, abgestossen wird, und es ergibt sich fernerhin die Nothwendigkeit daraus, *Athorybia* als eine geschlechtsreif gewordene Larvenform aufzufassen.

Sowohl von *Physophora* als von *Stephanomia* vermochte HAECKEL nur über die Ausbildung des vordern Theiles des Stammes, welcher die Schwimmglocken trägt, Beobachtungen anzustellen. Die erst in

einer Gruppe neben einander knospenden Schwimmglocken ordnen sich in einer Reihe an (Fig. J), indem zugleich der Larvenkörper sich in die Länge zieht. Eine Spiraldrehung (siehe unter C) ist an dem jungen Stamm nicht zu constatiren.

METSCHNIKOFF (74) vermochte in seinen vorzüglichen embryologischen Untersuchungen die Angabe HAECKEL's, dass der Hohlraum des Blasenkerne von der Entodermhöhle abzuleiten sei, zu corrigiren. Der Blasenkerne, welcher, wie wir sahen, das luftbildende und luftbewahrende Organ der Blase ist, entsteht gleich dem Schwimmsack (Subumbrella) der Schwimmglocken durch eine Einstülpung des Ektoderms an der Planula. Dieser, für die Deutung der Blase als modificirte Glocke höchst wichtigen Uebereinstimmung stellen sich einige, allerdings nur scheinbare, Differenzen gegenüber, die von den Gegnern unserer Auffassung natürlich zur Bekämpfung derselben verwendet werden. Eine eingehende Würdigung der Befunde METSCHNIKOFF's soll uns über diese Verhältnisse orientiren.

METSCHNIKOFF beobachtete die erste Entwicklung der Calycophoren *Diphyes quadrivalvis* (bei ihm *Epibulia aurantiaca*) und *Hippopodius hippopus* (bei ihm *Hipp. gleba*) und der Physophoren *Agalma elegans* (bei ihm *Ag. sarsii*), *Agalma rubrum* (bei ihm *Halistemma rubrum*) und *Agalmopsis bijuga* (bei ihm *Stephanomia pictum*). *Diphyes quadrivalvis* stimmt in ihrer Entwicklung mit *Diphyes turgida* (siehe oben bei GEGENBAUR, 53) überein. Während das Entoderm

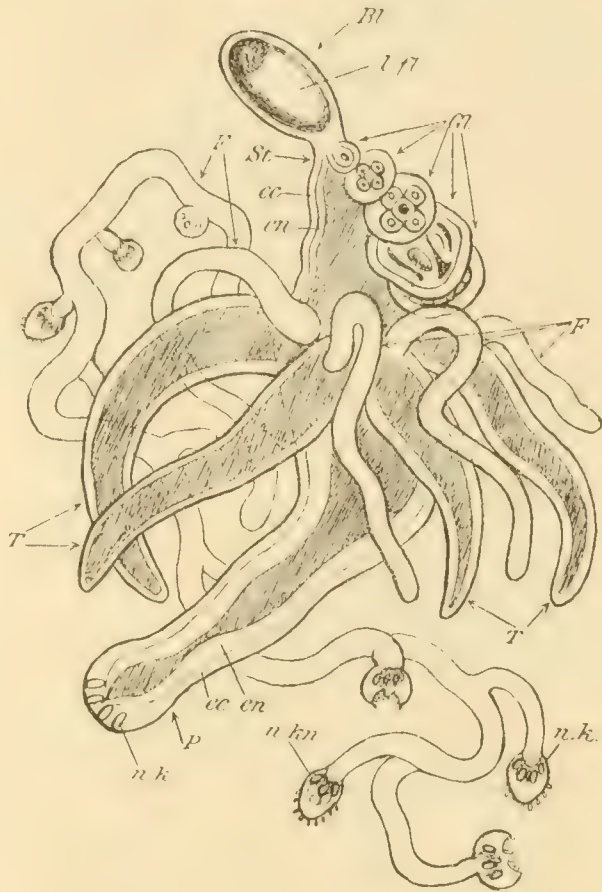


Fig. J. *Physophora hydrostatica*, Jugendstadium (nach HAECKEL, 69). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *l. fl* Luftflasche, *n. k* Nesselkapseln, *n. kn* Nesselknopf, *Bl* Blase, *Gl* Schwimmglocken, *F* Fangfäden, *P* Polyp, *T* Taster.

der einen Längsseite der eiförmigen Planula (Fig. K) ein sehr niedriges ist, erscheint es entgegengesetzt ausserordentlich verdickt, so dass

Fig. K.

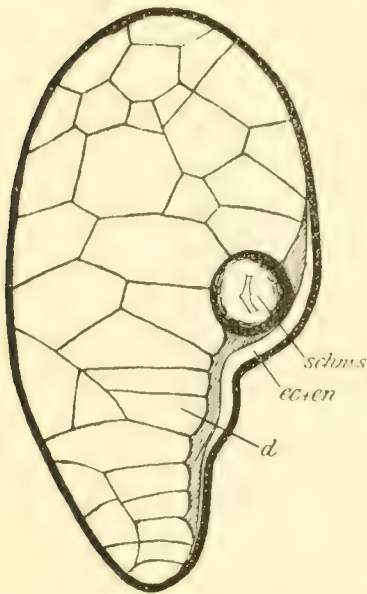


Fig. K. *Diphyes quadrivalvis*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec+en* Ektoderm + Entoderm, *d* Dotter, *schw.s* Schwimmsack.

Fig. L.

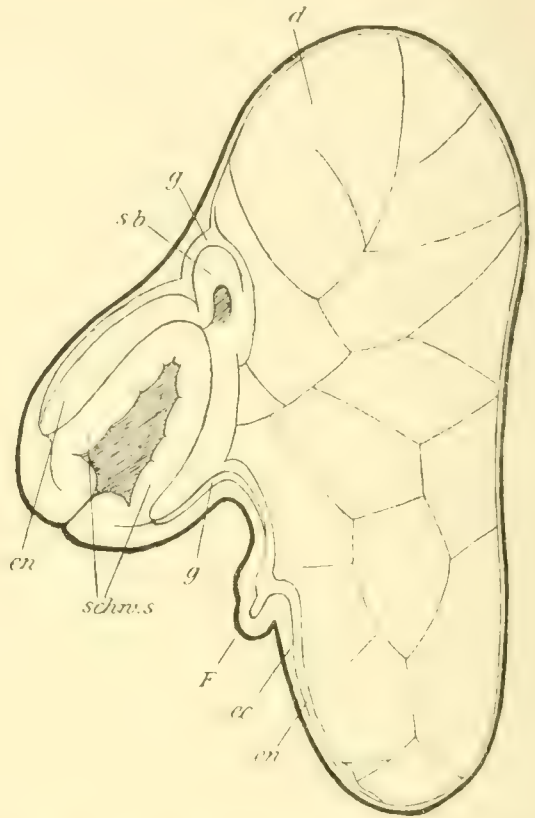


Fig. L. *Muggiaca kochi*, Larve (nach CHUN, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *g* Gallerte, *s.b* Saftbehälter, *schw.s* Schwimmsack, *F* Fangfaden.

Fig. M.

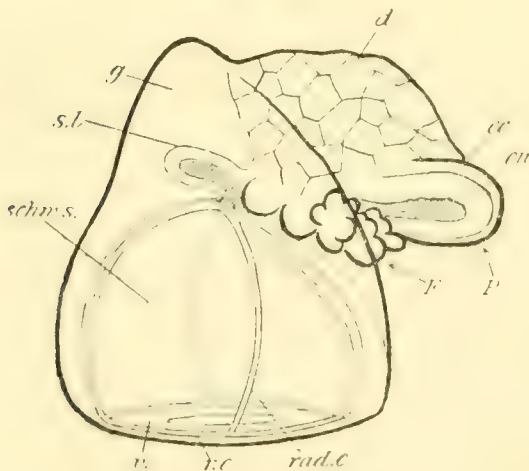


Fig. M. *Muggiaca kochi*, Larve (nach CHUN, 82). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *g* Gallerte, *s.b* Saftbehälter, *schw.s* Schwimmsack, *v* Velum, *r.c* Ringcanal, *rad.c* Radiär canal, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

hierdurch das Blastocöl einem engen Spalt gleicht, der nur zwei Drittel der Länge des Planulakörpers durchzieht. An der Seite mit niedrigem Entodermepithel spielen sich die ersten Entwicklungsvorgänge ab. Im vordern Drittel stülpt sich das Ektoderm gegen den Spalt hin ein in Gestalt eines, wie es METSCHNIKOFF (p. 42) schien, „runden und geschlossenen“ Körpers, der sich bald aushöhlt und, wie schon bemerkt, zum Schwimmsack wird. Rasch sondert sich nun (Fig. L—N) das Entoderm im Umkreis die-

ser Ektodermeinstülpung zu den vier Radiärkanälen und dem Ringcanal, und zugleich entwickelt sich auch der vordere Theil des Blastocöls zu einem kurzen, selbständigen Blindsack, den bald reichlich Gallerte umgiebt. Beide Anlagen schnüren sich gemeinschaftlich gegen den dotterreichen Plasmakörper als sogenannte „larvale Schwimglocke“ ab. Während dessen gehen im hintern Theil der Planula, welcher den Polypen liefert, noch keinerlei Strukturveränderungen vor sich, nur dicht hinter der Schwimglocke erscheint der Fangfaden als Vortreibung beider Keimblätter.

Fig. O.  
Spalt

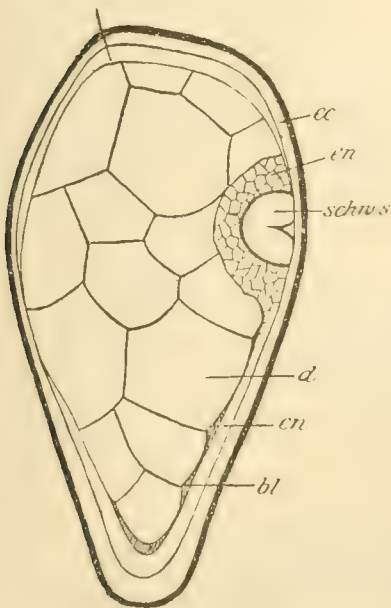


Fig. O. *Hippopodius hippopus*, Larve (nach METSHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *schw.s* Schwimmsack.

Fig. P. *Hippopodius hippopus*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *g* Gallerte, *schw.s* Schwimmsack, *rad.c* Radiärkanal, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter.

Fig. N.

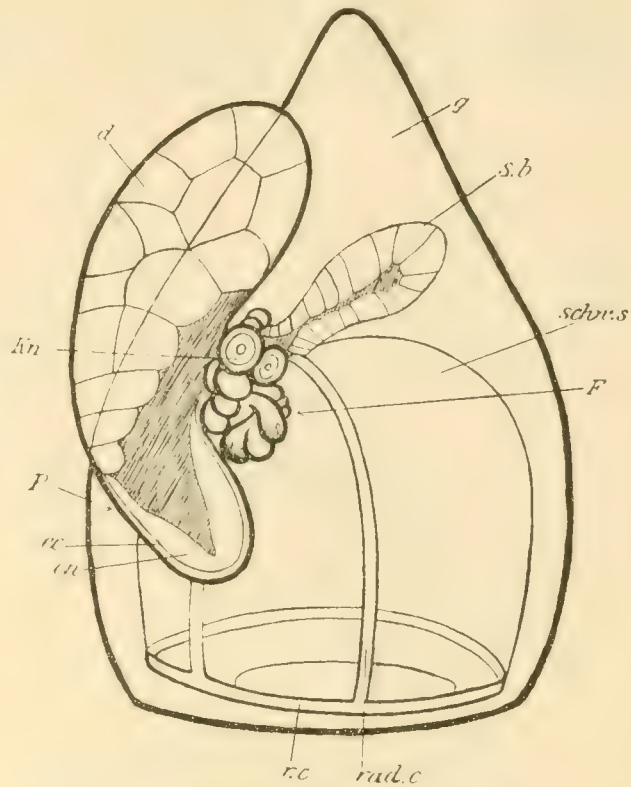
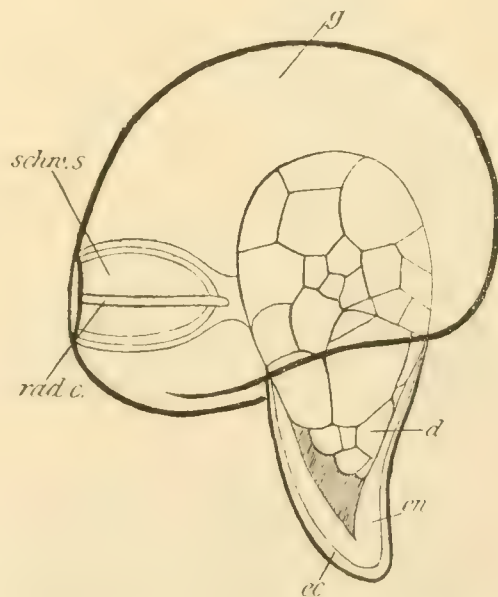


Fig. N. *Diphyes quadrivalvis*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter *g* Gallerte, *s.b* Saftbehälter, *schw.s* Schwimmsack, *r.c* Ringcanal, *rad.c* Radiärkanal, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *Kn* Knospen.

Fig. P.



Bei *Hippopodius* (Fig. O u. P) sehen wir im Wesentlichen das das Gleiche, nur entwickelt sich hier im Saftbehälterbezirk so reichlich Gallerte, dass auch der ganze vordere Planulakörper in das Bereich

der sogenannten Schwimmglocke einbezogen wird, diese also nicht wie ein Anhang am Dotter erscheint.

Ueber die Weiterentwicklung beider Larvenformen siehe Näheres weiter unten bei CHUN; bemerkt sei hier nur noch, dass beim allmählichen Schwunde des Dotters der Saftbehälter als der vorderste Larventheil erscheint, dem sich aufs engste die sich nach unten einstellende Glocke anschliesst (Fig. Q). Der Fangfaden liegt seitwärts an der Basis des Polypen; zwischen ihm und der Glocke entwickeln sich die weitem Anhänge.

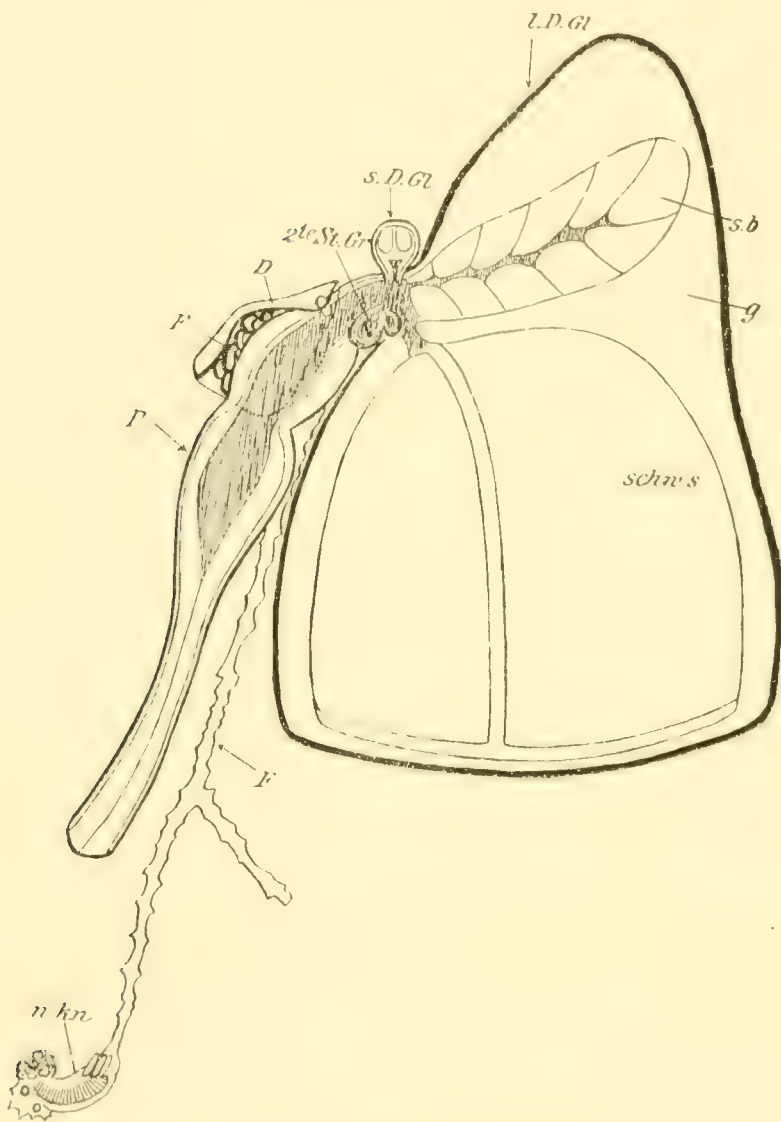


Fig. Q. *Diphyes quadrivalvis*, Jugendstadium (nach METSCHNIKOFF, 74). *g* Gallerte, *s.b* Saftbehälter, *schw.s* Schwimmsack, *n.kn* Nesselknopf, *l.D.Gl* larvale Deckglocke, *s.D.Gl* sekundäre Deckglocke, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *D* Deckstück, *2te St.Gr* 2. Stammgruppe.

cke entwickeln sich die weitem Anhänge.

Bei den Physophorenlarven fand METSCHNIKOFF grössere Formunterschiede als HAECKEL und zwar auffallender Weise an sehr nahe stehenden Arten. Die Larve von *Agalma elegans* schliesst sich aufs engste denen von *Stephanomia* und *Athorybia* an (Fig. R—U).

Zuerst buchtet sich am kleinen, spaltförmigen Blastocöl der fast kugelrunden Larve der kurze weite Canal des kappenförmigen Deckstücks aus und ist bald reich von Gallerte umgeben. Dicht daneben

Fig. R.

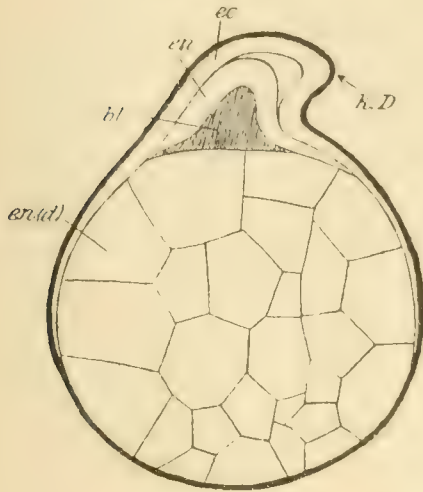


Fig. S.

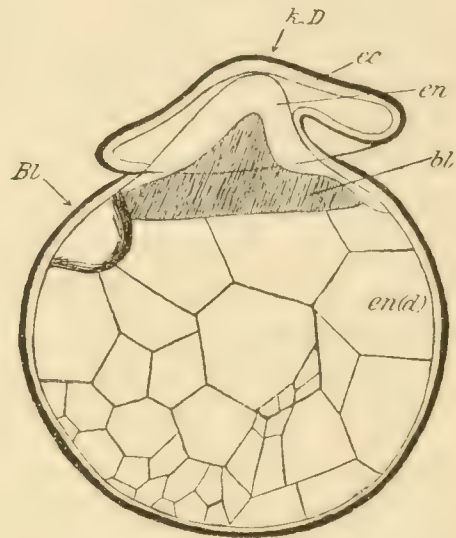


Fig. R u. S. *Agalma elegans*, Larven (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *Bl* Blase.

Fig. T.

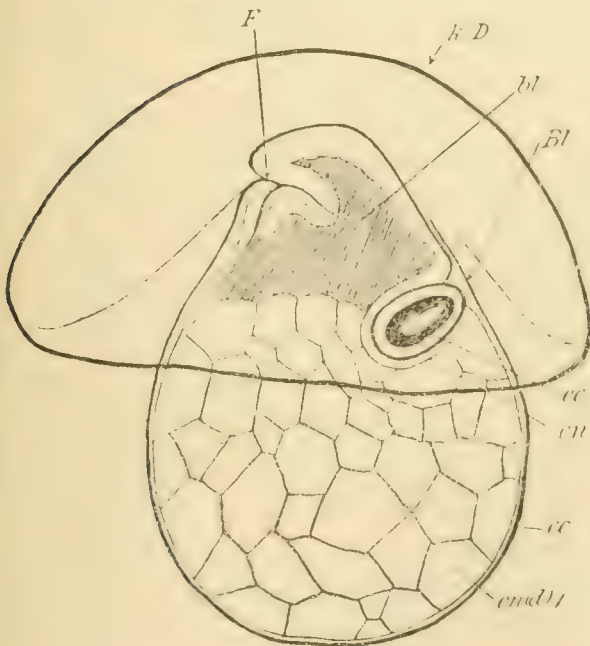


Fig. U.

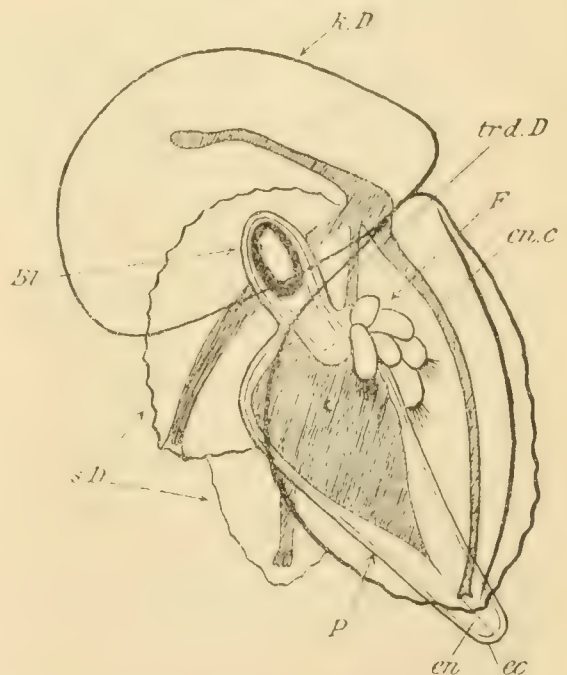


Fig. T. *Agalma elegans*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *Bl* Blase, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *F* Fangfaden.

Fig. U. *Agalma elegans*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *en.c* Entodermcanal, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *s.D* secundäres Deckstück, *tr.d.D* Träger der Deckstücke, *F* Fangfaden, *P* Polyp, *Bl* Blase.

stülpt sich das Ektoderm zum Anfangs soliden Blasenkerne ein, der also zunächst nicht ans Vorderende der Larve zu liegen kommt. Während nun bei den Calycophoren die Schwimmglocke in Gemeinschaft mit dem Saftbehälterbezirk sich gegen den dotterreichen übrigen Larvenkörper abschnürt, bleibt bei *Agalma* (und bei sämtlichen von HAECKEL beobachteten Arten) die Blase im Larvenkörper eingeschlossen. Der innere, vom Ektoderm ausgekleidete Hohlraum, in dem sich bereits Luft entwickelt, ist nur von der zu gleicher Zeit eingestülpten inneren Entodermmlamelle umgeben; die äussere Entodermmlamelle der fertigen Blase ist noch vom Dotter stark verdickt und liegt noch dem Ektoderm der Larve an. Blase und Polyp sondern sich äusserlich gegen einander erst bei fortschreitendem Wachsthum, wenn bereits neben dem kappenförmigen Deckstück, in der Art wie es bei *Athorybia* und *Stephanomia* beschrieben wurde, sich neue Deckstücke entwickelt haben (Fig. U).

Ich kann diesen Unterschieden in der Entwicklung von Blase und Glocke keinerlei Bedeutung zuschreiben, denn sie scheinen sich mir aufs einfachste aus der verschiedenen Bestimmung beider, phylogenetisch so eng verwandter Theile zu ergeben. Die Blase erhält passiv durch den Inhalt an Gas die Larve schwebend in dauernd gleicher Lage, es erscheint dabei durchaus gleichgültig, ob sie den übrigen Theilen gegenüber eine freie Lage oder nicht gewinnt. Die Glocke dagegen besorgt durch active Bewegungen die Locomotion des Ganzen und muss deswegen eine selbständige Stellung einnehmen.

Aus diesen Ursachen dürfte sich auch eine auf den ersten Blick viel schwerer wiegende Differenz erklären. Sowohl bei den Calycophoren- wie bei den bis jetzt beschriebenen Physophorenlarven nimmt anscheinend eine reichlich von Gallerte umhüllte Entodermvortreibung den vordern Pol der Larve ein. Bei den Calycophorenlarven folgt nun nach rückwärts die Glocke, auf diese — und zwar an der gleichen Längsseite — der Fangfaden und als hinterster Larventheil der Polyp (Fig. L u. M). Bei den Larven der Physophoren liegen dagegen Blase und Fangfaden (Fig. T) nicht an einer Längsseite, sondern auf verschiedenen Seiten vom Ansatzpunkt des Deckstücks, während übereinstimmend der Polyp hinten sich entwickelt. Diese Anordnung wird bei den Physophorenlarven bald etwas verändert, da, gemäss Fig. U, die Blase die vorderste Position gewinnt, während das Deckstück wie der Fangfaden einseitig zu liegen kommen; bei den Calycophoren verharret die Glocke in seitlicher, der Saftbehälter in vorderer Lage, und der Fangfaden bleibt der Glocke aufs engste genähert (Fig. N).

Wir werden später an jungen Stammgruppen eine ursprünglich

vordere Lage der Glocke im Verhältniss zum Deckstück beobachten und dürfen daher wohl mit Recht die abweichende Lage an der Calyphoren-Larve aus den an die Glocke gestellten Anforderungen, welche eine Einstellung der Schwimmhöhlenöffnung nach vorn zu aus mechanischen Rücksichten verbieten, erklären. Auch an den Stammgruppen wandert die Glocke, um in Function treten zu können, rasch in eine Position, welche der an der Larve beobachteten entspricht. So bleibt bei einem Vergleich der Calyphoren- und Physophorenlarve nur noch der Unterschied, dass bei ersterer der Fangfaden der Glocke benachbart erscheint (Fig. M), während bei der letztern das Ansatzstück des Deckstücks Fangfaden und Blase aufs deutlichste trennt. Dieser Unterschied dürfte sich aber aus der so ganz verschiedenen Vertheilung des Dotters ableiten lassen, die wiederum ihre Ursache in der verschiedenen Bewegungsweise beider Larvenformen hat.

Bei den Physophorenlarven kann sich der Dotter im Umkreis der Blase erhalten (Fig. T u. V), bei den Larven der Calyphoren würde jedoch eine gleich enge Beziehung zur Glocke die Leistungsfähigkeit derselben beeinträchtigen. Der Dotter liegt hier daher von der Glocke getrennt und ihr entgegengesetzt (Fig. M.) — entgegengesetzt also der Lage, welche der Dottersack bei *Stephanomia* einnimmt (siehe oben bei HAECKEL, Fig. H) — und verdrängt dadurch den Fangfaden aus seiner, wie wir später mit grösserer Berechtigung werden sagen dürfen, ursprünglichen Lage, die aus mechanischen Rücksichten bei den Physophoren gewahrt bleibt. Es erklären sich somit alle Eigenheiten beider, auf den ersten Blick so verschieden sich darstellender Larvenarten als secundär erworbene, die einem Vergleich nicht entgegenstehen.

Ziemlich selbstverständlich ergiebt sich eine Gleichstellung der sogenannten larvalen Schwimmglocke der Calyphoren mit Blase + kappenförmigem Deckstück der Physophorenlarve und um so mehr, als das letztere in seiner Form (Fig. 4) von den bleibenden Deckstücken sowohl der *Stephanomia* wie der *Athorybia* und *Agalma* sich unterscheidet und mit denen der Prayiden übereinstimmt. Besonders auffallend ist diese Aehnlichkeit des betreffenden larvalen Deckstücks von *Physophora* mit den Deckstücken der Stammgruppen von *Praya* (vergl. Fig. 5). Das kappenförmige Deckstück als eine cänogenetische Neuerwerbung der Physophoren aufzufassen, dem widerspricht, dass nicht alle Physophorenlarven damit ausgestattet sind, ja dass es gerade den am höchsten entwickelten fehlt. Es erscheint somit als ein Ueberbleibsel aus frühern Entwicklungszuständen, das jetzt nur vorübergehend oder gar nicht mehr Wichtigkeit erlangt, während es früher

auch für das ausgewachsene Thier von weitgehender Bedeutung war. Auf diesen Punkt, welcher auch die so innige Verschmelzung des larvalen Saftbehälterbezirks mit der Schwimmglocke verständlich machen wird, kann indessen erst später in Theil II eingegangen werden. Ich werde jedoch künftighin, der endgültigen Beweisführung vorgreifend, nicht mehr von einer larvalen „Schwimmglocke mit Saftbehälteranhang“, sondern von einer larvalen „Deckglocke“ reden.

Fig. V.

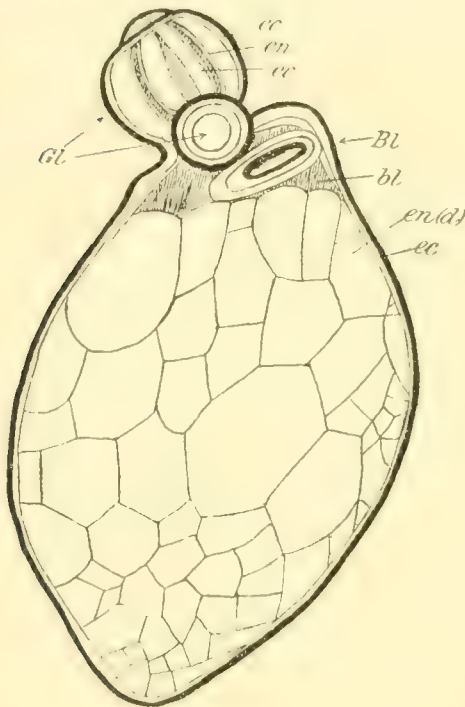


Fig. W.

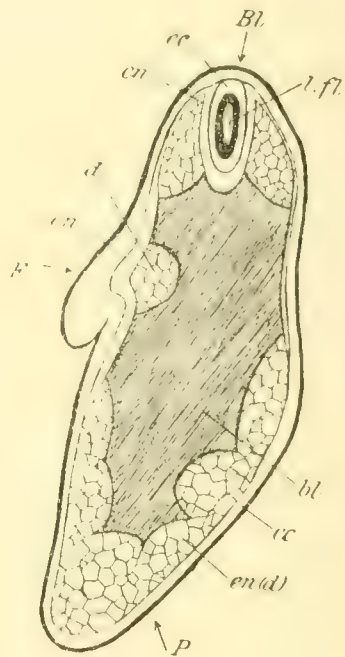


Fig. V. *Agalma rubrum*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *Bl* Blase, *Gl* Schwimmglocken.

Fig. W. *Agalmopsis bijuga*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *l.fl* Luftflasche, *bl* Blastocöl, *Bl* Blase, *F* Fangfaden, *P* Polyp.

Die vorstehenden Betrachtungen erleichtern uns das Verständniss der Larven von *Agalma rubrum* (Fig. V) und *Agalmopsis bijuga* (Fig. W) wesentlich. Beiden fehlt das primäre Deckstück, und es kommt eben, so wenig wie bei *Physophora* zur Entwicklung anderer, an einen gemeinsamen Träger angehefteter Deckstücke, die nur für die Larve von Bedeutung sind, sondern es entwickeln sich nach und nach bei fortschreitendem Wachsthum die bleibenden Deckstücke. Aus diesem Grunde erscheint die auf das Planulastadium folgende Larvenform der *Agalmopsis* vereinfacht gegen die meisten uns bis jetzt bekannt gewordenen Physophorenlarven (ausgenommen *Angela*); wir sahen aber schon, dass es sich um eine secundäre Vereinfachung handelt. Bei

*Agalma rubrum* tritt eine Complicirung durch die ausserordentlich zeitige Entwicklung von Schwimmglocken ein, die besonders deshalb interessant ist — wie auch METSCHNIKOFF auf p. 59 ausführt —, weil sie die vollkommene Uebereinstimmung in der Anlage von Glocke und Blase überraschend deutlich erkennen lässt.

Sehr wichtig ist ferner noch eine Beobachtung METSCHNIKOFF's an *Diphyes quadrivalvis*, die von ihm allerdings nur nebenbei angeführt und in fig. 13 und 14, tab. 7 (siehe die Fig. Q) dargestellt wird. Um die Zeit, da sich die zweite Deckglocke (siehe unten bei CHUN) anlegt, entwickelt sich neben dem Fangfaden eine Deckstückknospe, so dass wir nun den hintern Larventheil zur ersten Stammgruppe des reifen Thieres umgebildet sehen. Denn nach CHUN's Befunden an *Muggiaea* verbindet sich der Deckstückknospe auch eine Gonophorenknospe; es erfolgt demnach die Anlage der ersten Stammgruppe im wesentlichen entsprechend der Anlage anderer Stammgruppen, wie sie jederzeit am Vorderende des Stammes hinter der Deckglocke zu constatiren ist. Wir werden unter C die Bedeutung dieser Thatsache berücksichtigen.

FEWKES vermochte (85) die von METSCHNIKOFF über *Agalma elegans* (bei FEWKES in gleicher Weise benannt) beigebrachten Angaben zu bestätigen.

CHUN (82) war der Erste, dem es gelang, die postembryonale Entwicklung einer Calycophore, der *Muggiaea kochi*, zu beobachten. Die larvale Deckglocke, welche in Form und Bau ausserordentlich mit den bleibenden Deckglocken der Prayiden übereinstimmt, wird bald durch eine abweichend gestaltete, eine echte *Diphyes*-Deckglocke, ersetzt. Dabei ergeben sich folgende Befunde (Fig. X). Die Larve gliedert sich deutlich in zwei Abschnitte, deren hinterer aus der ersten Stammgruppe (siehe oben), deren vorderer aus der larvalen Deckglocke und der benachbarten Anlage einer zweiten besteht; beide Abschnitte verbindet das erste Stammstück, an welchem die Knospung neuer Anhänge stattfindet. Nur durch die Knospung immer weiterer Deckglocken (*Praya medusa* und *Hippopodius*, siehe unter C) und weiterer Stammgruppen vergrössert sich der Stamm selbst; er ist also nichts anderes als ein Abkömmling sämmtlicher Theile der jungen Siphonophore, gerade wie ja auch alle neu entstehenden Anhänge nur durch übermässiges Wachsthum der schon vorhandenen ihren Ursprung finden. Dies durch eine reiche Nahrungszufuhr veranlasste lebhaftes Wachsthum führt bei den Siphonophoren nicht zur Knospung an den einzelnen Anhängen selbst, da diese auf Grund einer weit-

gehenden und tief in die Organisation einschneidenden Arbeitstheilung theils in ihren Functionen behindert werden würden, theils dazu unfähig erscheinen. Die Knospung beschränkt sich daher auf ein gewissermaassen indifferentes Stratum, auf die Verbindungsstücke der Anhänge unter einander, die für diese nur eine secundäre Bedeutung haben, und so erscheint der Stamm insgesamt mit sämmtlichen abzweigenden Stielen der einzelnen Anhänge als ein, dem Stolo der solitären Salpen vergleichbares Keimgewebe, welches die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Verbandsmitglieder übernimmt. Seine Form wie sein Contractilitäts- und Elasticitätsvermögen sind als secundär erworbene Eigenschaften aufzufassen und unterliegen den beträchtlichsten Schwankungen unter der Fülle der Siphonophorenformen.

Betrachten wir den Stamm in dieser Weise und nicht als ursprünglich selbständiges Organ (siehe unten bei HAECKEL, 88), so können wir in seiner Beschaffenheit kein für die Systematik sehr bedeutsames Characteristicum erkennen; denn da er das Product aller Anhänge ist, erscheint er direct abhängig von der Ausbildung dieser. — Dieser Gesichtspunkt wird später für die Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren manch neue Auffassung veranlassen.

Das zweite Ergebniss, das wir aus CHUN's Befunden gewinnen, betrifft die Anordnung der Anhänge am Vorderende des jungen Stammes und wird daher erst ausführlich unter C zu discutiren sein.

Auf CHUN's Irrthum hinsichtlich der Deutung der *Muggiaea*-Larve als besondere Generation brauche ich nicht einzugehen, da CLAUS bereits (83) die Auffassung widerlegt und CHUN sie (92) selbst aufgegeben hat.

Nach den obigen ausführlichen Darlegungen über die Entwicklung der Calyphoren und Physophoren kann ich später gesammelte, ergänzende Beobachtungen sowie neue Anschauungen nun kurz zusammenstellen. Einen wichtigen Schritt that CLAUS (83), indem er, auf Grund der METSCHNIKOFF'schen Befunde über die enge Verwandtschaft der Blase mit Glocken, direct die Physophorenblase mit der larvalen Schwimmglocke der Diphyiden, die später abgestossen wird, verglich. Wir müssen jetzt CLAUS' Vergleich dahin einschränken, dass nur Blase und Glockentheil der larvalen Calyphoren-Deckglocke in Betracht kommen; im Uebrigen aber ist gegen den Vergleich, der das Verständniss des Siphonophoren-Organismus ausserordentlich förderte, nicht das Geringste einzuwenden. Seltsamer Weise trägt CHUN (87) denselben Vergleich am Ende seiner genauen Mittheilungen über verschiedene Schwimmbblasen, p. 532–33, nochmals als selbständige

Beobachtung, ohne Nennung von CLAUS' Namen, vor. Es heisst hier: „Sämmtliche Siphonophoren besitzen am Stammanfang einen heteromorphen medusoiden Anhang, der bei den Calycophoriden zu einer Schwimmglocke mit Oelbehälter (!) sich ausbildet und späterhin abgeworfen wird, während er bei den übrigen Siphonophoren in Form der Pneumatophore persistirt.“ — So richtig diese Deutung war, so war sie eben doch im Wesentlichen nicht neu, und es sei hier der Priorität von CLAUS zu ihrem Rechte verholfen.

Fig. X.

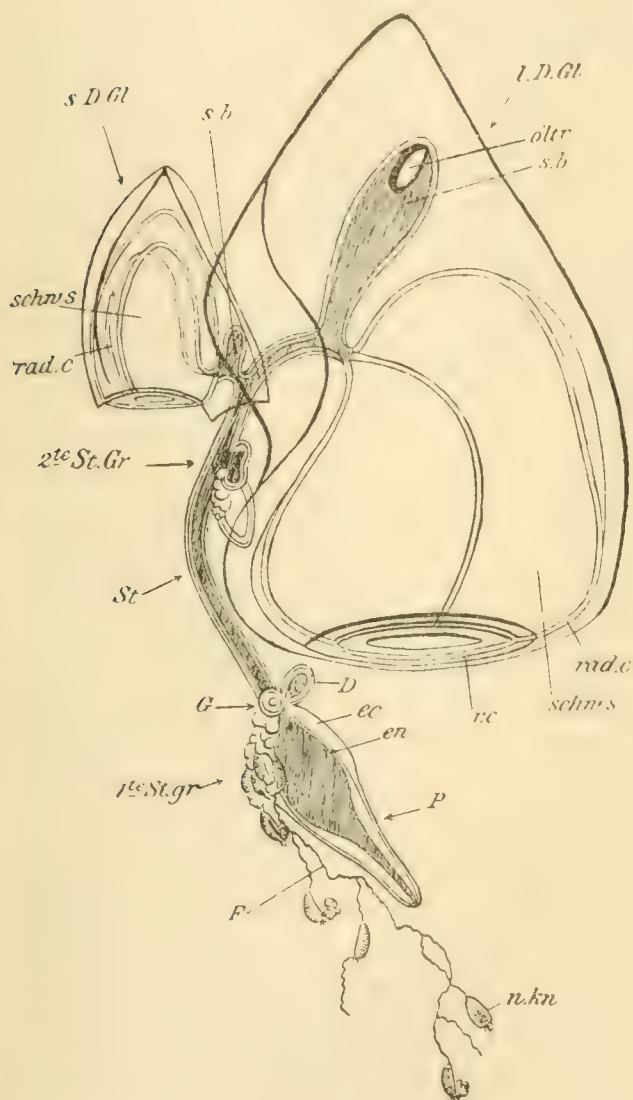


Fig. Y.

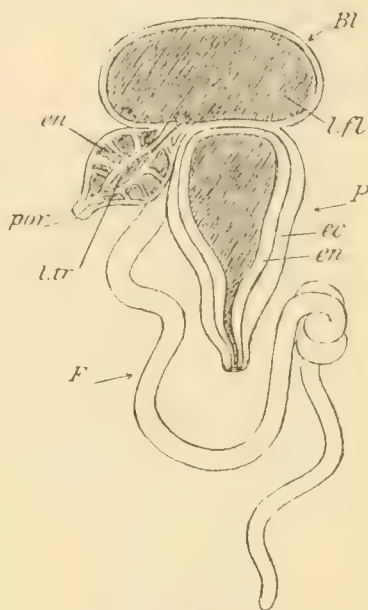


Fig. X. *Muggiaea kochi*, Jugendstadium (nach CHUN, 92). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *s. b* Saftbehälter, *öltr* Oeltropfen, *schw. s* Schwimmsack, *rad. c* Radiärcanal, *r. c* Ringcanal, *n. kn* Nesselknopf, *l. D. Gl* larvale Deckglocke, *s. D. Gl* sekundäre Deckglocke, *St* Stamm, *1te u. 2te St. gr* 1. u. 2. Stammgruppe, *G* Gonophor, *D* Deckstück, *F* Fangfaden, *P* Polyp.

Fig. Y. *Angela corona* (nach HAECKEL, 88 [Auronectenlarve]). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *l. fl* Luftflasche, *l. tr* Lufttrichter, *por* Porus, *Bl* Blase, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

Im Challengerreport schildert HAECKEL (88) die Entwicklung einer *Muggiaea*-Art (bei ihm *Cymbonectes Huxleyi*), die sich in nichts von der Entwicklung der *Muggiaea kochi* (siehe oben bei CHUN, 82) unterscheidet. Er fand auch einige unbestimmbare Physophorenlarven aus

dem Verwandtschaftskreis von *Stephanomia*, *Athorybia* und *Agalma elegans*. Wichtig ist der Befund einer zu *Angela* gehörigen Larve (Fig. Y). Sie erscheint ausserordentlich einfach durch den Mangel an larvalen Deckstücken — allerdings könnte ja das primäre, kappenförmige Deckstück, wie es z. B. die nahestehende *Physophora*-Larve aufweist, bereits abgestossen sein —; auch der Fangfaden ist sehr einfach gestaltet; eine Complicirung tritt jedoch ein durch die An-

wesenheit des Aurophors (HAECKEL) hinter der Blase. Berücksichtigen wir jedoch, dass der Aurophor nichts anderes ist als der nach aussen vorgetretene Lufttrichter (siehe unter A und ausführlicher in Mittheilung III), so haben wir eine Larve vor uns, die im Wesentlichen durchaus der bereits geschilderten von *Agalmopsis bijuga* (Fig. W) entspricht.

CHUN beobachtete (88) eine *Hippopodius*-Larve (Fig. Z), die, älter als das von METSCHNIKOFF (74) gezüchtete älteste Entwicklungsstadium, die Anlage einer zweiten Deckglocke von der für *Hippopodius* charakteristischen Hufeisenform zeigt. Interessant ist an dieser Feststellung, dass auch bei den Prayiden, den ursprünglichsten Siphonophoren, ein Ersatz der larvalen Deckglocke durch anders geformte stattfindet. Wir dürfen daraus auch auf gleiches Verhalten bei *Praya* schliessen,

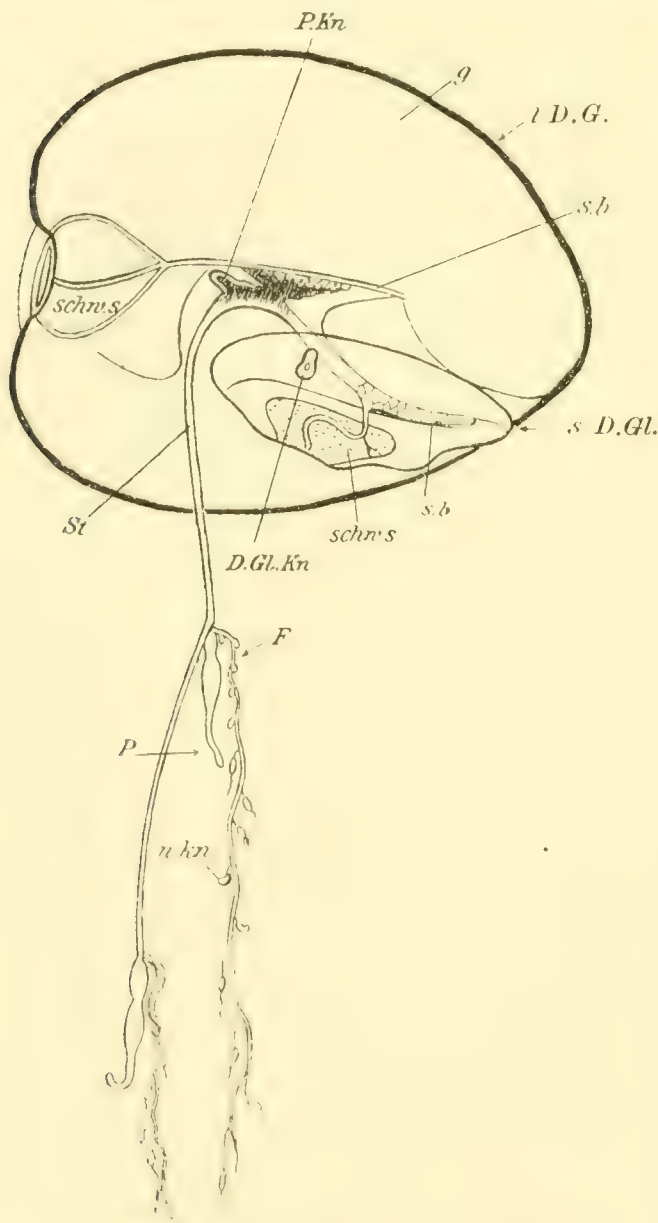


Fig. Z. *Hippopodius hippopus*, Jugendstadium (nach CHUN, 92). *g* Gallerte, *s.b* Saftbehälter, *schw.s* Schwimmsack, *l. D. Gl* larvale Deckglocke, *s. D. Gl* sekundäre Deckglocke, *D. Gl. Kn* Deckglockenknospe, *P. Kn* Polypenknospe, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *St* Stamm.

obgleich die Form von deren Deckglocken sich nicht so weit von der der larvalen unterscheidet wie eben bei *Hippopodius* oder gar bei den Diphyiden. Bei *Sphaeronectes* jedoch ist die Ersatzfrage wohl zu verneinen. CHUN beschreibt 92, p. 67 eine nur mit einer Stammgruppe ausgestattete *Sphaeronectes* (Fig. AA), deren Deckglocke im Wesentlichen den Bau der bleibenden *Sphaeronectes*-Deckglocke zeigt. Wir dürfen mit ihm, der Jugendlichkeit des Thieres wegen, die vorhandene Deckglocke wohl als die larvale auffassen und finden uns in dieser Auffassung bestätigt durch die Ueberlegung (CLAUS, 83), dass ein Ersatz aus mechanischen Rücksichten unmöglich oder zum mindesten sehr unwahrscheinlich sein dürfte, da zur Entwicklung einer neuen Deckglocke in der engen, tubenförmigen Schutzhöhle des Decktheils kein Raum vorhanden ist.

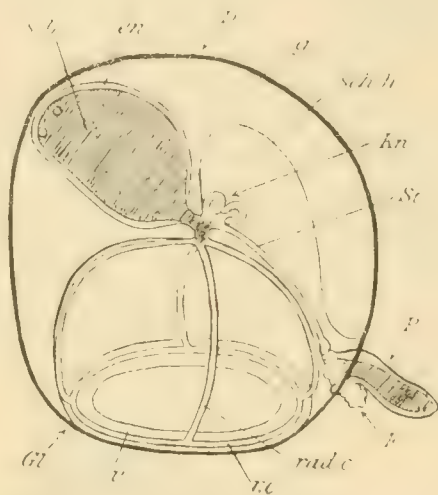


Fig. AA. *Sphaeronectes gracilis*, Jugendstadium (nach CHUN, 92). en Entoderm, g Gallerte, s. b. Saftbehälter, sch. h. Schutzhöhle, v Velum, r. c. Ringcanal, rad. c. Radiärcanal, P Polyp, F Fangfaden, D Decktheil der Deckglocke, Gl Glockentheil der Deckglocke.

Zuletzt sei noch die Larve einer *Forskalea* erwähnt, die ich in Neapel beobachtet habe (Fig. 8). Sie ist allerdings nicht so jung, wie es zum Vergleich mit den andern Physophorenlarven wünschenswerth wäre, gestattet jedoch immerhin die Feststellung einiger wichtigen Daten. Zunächst die Zugehörigkeit zur Gattung *Forskalea* überhaupt. Ich folgerte diese aus der Anwesenheit einer gelbrothen Secretmasse im distalen Ende des ältesten Tasters, die nur bei *Forskalea*-Tastern beobachtet wird und über deren Bedeutung bereits oben unter A berichtet ward, zweitens aus der auffällig roth-braunen Färbung der Leberwülste des einzigen Polypen, mit der sich ein zarter, schwefelgelber Anhauch im umgebenden Entodermgewebe vereinigte, wie beides gleichfalls, meinen Erfahrungen nach, so ausgesprochen nur bei *Forskalea*-Arten vorkommt. Die Färbung des distalen Blasenendes ist nicht zur Bestimmung heranzuziehen, da sie bei allen Physophoren ungefähr übereinstimmt. Die Form der Deckstücke und Nesselknöpfe erinnert an die bei *Agalmopsis bijuga*, doch wissen wir, dass die *Forskalea*-Deckstücke ihre charakteristische Keilform erst allmählich beim Heranwachsen gewinnen, zunächst jedoch denen der *Agalma*- und *Agalmopsis*-Arten sehr ähneln; ferner auch — durch CHUN 88 —, dass die larvalen Nessel-

knöpfe von *Forskalea* denen von *Agalmopsis* (*Halistemma*) aufs engste sich anschliessen. An den Schwimmglockenknospen ist kein Anhalt für die Bestimmung zu gewinnen. Ich glaube, dem Angeführten zu Folge, in der gefundenen Larve wirklich die einer *Forskalea*-Art sehen zu dürfen.

Ob ein kappenförmiges Deckstück vorhanden war und bereits wieder abgestossen wurde, liess sich nicht entscheiden; sicher ist aber, dass kein larvaler Deckstückkranz wie bei *Stephanomia*, *Athorybia* und *Agalma elegans* zur Ausbildung kommt. Die jungen Deckstückknospen getrennt von einander, wie wir das auch von *Agalmopsis bijuga* und *Agalma rubrum* annehmen müssen. Es würden sich also im Wesentlichen die *Forskalea*-Larven denen beider zuletzt genannten Arten anschliessen.

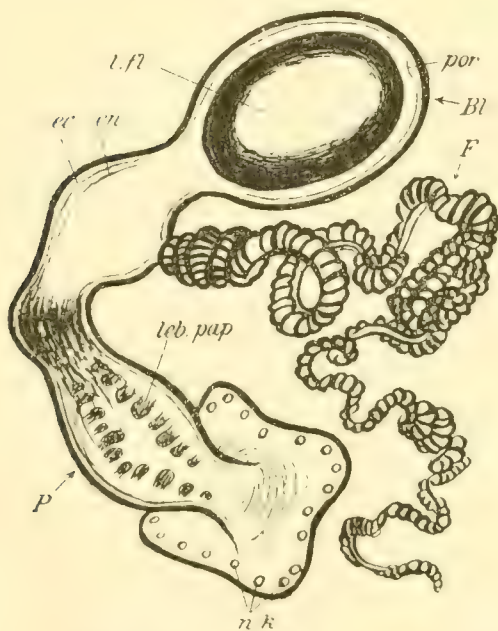


Fig. BB. *Physalia*, Larve (nach HAECKEL, 88). *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *l.fl* Luftflasche, *por* Porus, *n.k* Nesselkapseln, *leb.pap* Leberpapillen, *Bl* Blase, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

Sehr wenige Befunde liegen über die Entwicklung der Cystophoren und Chondrophoren vor. HUXLEY beobachtete zuerst (59) Larven von *Physalia*, die aber bereits in Blase, Fangfaden und Polyp gesondert waren (siehe Fig. BB nach HAECKEL). Sie zeigen demnach eine grosse Aehnlichkeit mit den Larven von *Agalmopsis* und *Angela*, indessen dürfen wir daraus durchaus nicht auf eine Verwandtschaft dieser Formen schliessen, da höchst wahrscheinlich die Cystophorenlarven niemals mit einem primären Deckstück ausgestattet waren, wie wir es für die Physophorenlarven folgern mussten. Ausserdem liegen im Bau der Blase, des Fang-

fadens und Polypen so beträchtliche structurelle Unterschiede vor, und die Weiterentwicklung ist eine so abweichende, dass von einer engern Zugehörigkeit der Cystophorenlarven zu denen der Physophoren als zu denen der Calycophoren nicht geredet werden kann. Ich muss es mir an dieser Stelle versagen, näher auf die postlarvale Entwicklung von *Physalia* einzugehen, da diese leichter verständlich wird, wenn erst die ganze, so eigenthümliche Gruppe

der Cystophoren zur Besprechung kam (siehe die folgende Mittheilung).

HAECKEL fügt (88) zum gleichen Befund über *Physalia* noch Angaben über die Entwicklung der *Epibulia* (bei HAECKEL *Cystalia monogastrica*), die in Hinsicht auf die Larvenbildung mit dem über *Physalia* Beobachteten übereinstimmen. Fig. CC u. DD zeigen uns

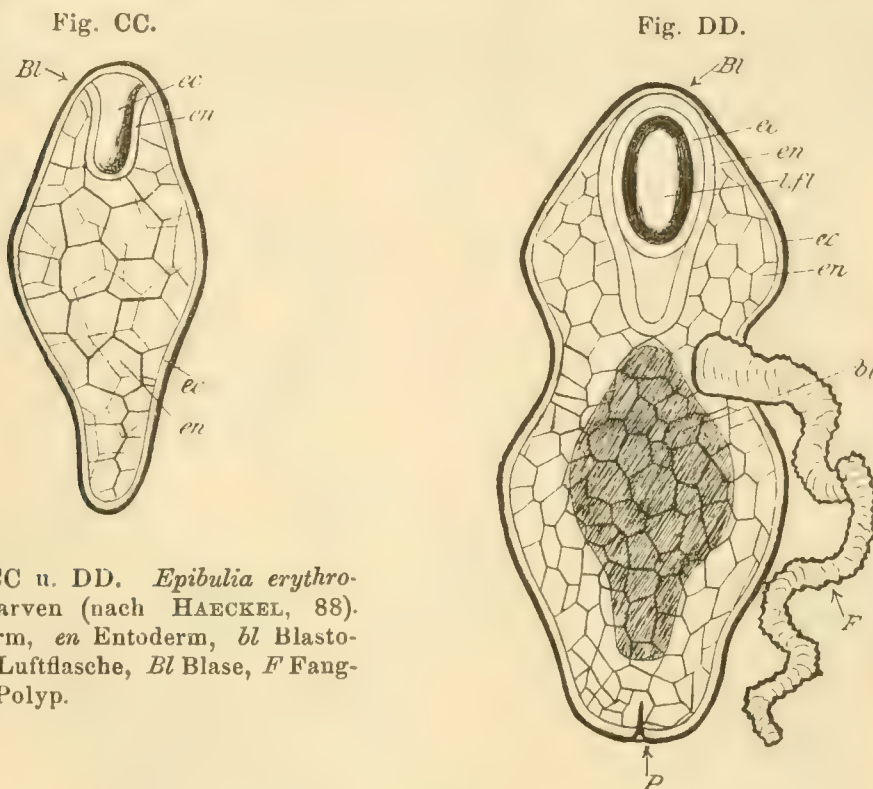


Fig. CC u. DD. *Epibulia erythropysa*, Larven (nach HAECKEL, 88).  
ec Ectoderm, en Entoderm, bl Blastocoel, l fl Luftflasche, Bl Blase, F Fangfaden, P Polyp.

Jugendformen, die ebenfalls denen von *Agalmopsis* in der Anwesenheit von Blase, Fangfaden und Polyp und in deren Anordnung gleichen; ihrer Weiterentwicklung kann auch erst in Mittheilung III gedacht werden.

Etwas ausführlicher muss ich der Entwicklung der Chondrophoren gedenken, obgleich auch hier noch nicht alle Punkte sicher gestellt sind. Da man noch nie geschlechtsreife Chrysomitren (die medusen-gleichen Gonophoren von *Veella* und *Porpita*) gefunden hat, so fehlen auch hier Angaben über jüngste Larvenstadien, und es muss als ein Glücksfall angesehen werden, dass BEDOT (94) eine Larve von *Veella spirans* fand, die im Alter den eben beschriebenen von *Physalia* und *Epibulia* zu entsprechen scheint. Die Larve bestand (Fig. EE) aus einer einkammrigen Blase und aus dem ersten Fangfaden und Polypen und zeigte ausserdem bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. BEDOT verfällt, wie mich eigne Befunde an einer nur wenig ältern *Rataria*

(Fig. FF) lehrten, bei der Deutung in einige Irrthümer. Er fand am obern Pol der hier seitlich etwas zusammengedrückten, „sehr gut [?] conservirten“ Larve die Ausmündung eines, durch ein dickes Entoderm-polster hindurch undeutlich zur Lufthöhle ziehenden Canals, wodurch in ihm der Gedanke erweckt wird, es habe sich die Larve von einem Mutterthier abgelöst. Neben dem Luftsack liegt reichlich eine homogene Masse mit einzelnen, isolirten Zellen, die er als Anlage der chitinenen Wandung und als vom Entoderm stammend erklärt. Seine Schlussfolgerung lautet: „Quoiqu'il en soit, que nous venons de décrire

Fig. EE.

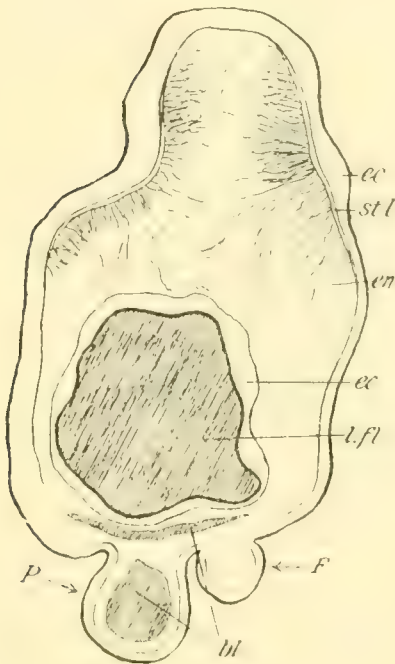


Fig. FF.

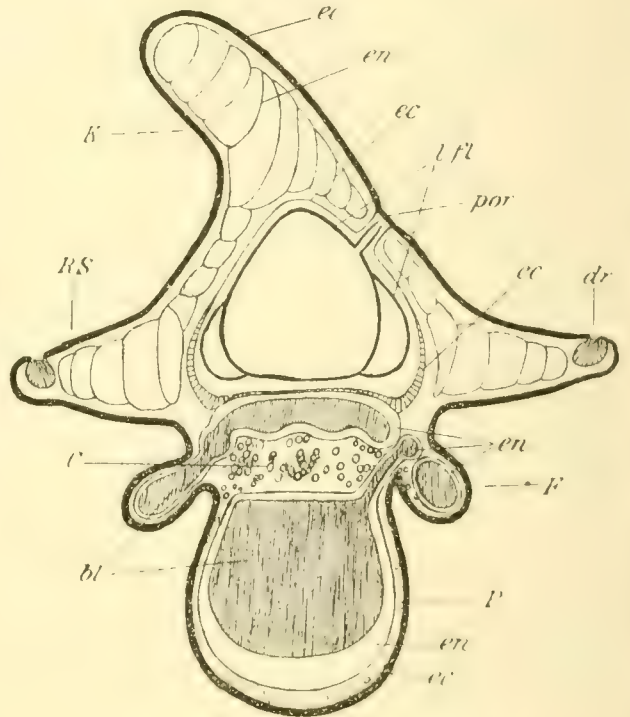


Fig. EE. *Verella spirans*, Larve (nach BEDOT, 94). *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *st.l* Stützlamelle, *l.fl* Luftflasche, *F* Fangfaden, *P* Polyp.

Fig. FF. *Verella spirans*, Jugendstadium (junge *Rataria*). *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *l.fl* Luftflasche, *bl* Blastocöl, *por* Porus, *dr* Drüse, *K* Kamm, *RS* Randsaum, *C* Central-körper, *F* Fangfaden, *P* Polyp.

ne présente, dans son organisation, aucun caractère qui vienne appuyer l'hypothèse généralement acceptée de la formation du pneumatophore par invagination de l'ectoderme.“

Dagegen kann ich die Bildung der Luftkammerwand vom Ectoderm auf das bestimmteste vertreten, da bei meinem Material (Fig. FF) die dünne, deutliche Zellschicht im Umkreis der Lufthöhle seitwärts unterhalb des bereits angelegten Kammes, dieses charakteristischen *Verella*-Organs, ausmündet und in das äussere Ectoderm sich fortsetzt.

Die Bildung der chitinigen Kammerwandung geht auf der Innenfläche dieser Zellenlage, die Anlage der secundären Kammern am verdickten basalen Theile vor sich; die von BEDOT beobachtete homogene, zellenhaltige Masse hat mit der Kammerbildung ebenso wenig zu thun, wie die obere Entodermanhäufung einen Stiel vorstellt; vielmehr ist erstere das Entoderm des seitwärts rings sich entwickelnden Randsaums und letztere, welche an meiner Ratarie eines Canals entbehrt und kammrig (an ältern Formen in Quersträngen) ausgebildet ist, gehört dem spätern Kamm an. Sollte in der That an den jüngsten Larven ein Canal die Kammanlage durchziehen, so könnte er nur als Theil des entodermalen Hohlraums aufgefasst werden und würde dem Canal des kappenförmigen Deckstücks entsprechen. Aber auch falls er fehlt, wie ich annehmen möchte, haben wir höchst wahrscheinlich in der starken Wucherung des Larvenkörpers einer *Rataria* oben neben der Blase ein Homologon genannten Deckstücks zu sehen, das also bei *Velella* sich dauernd, zum Segel umgestaltet, erhalten würde. In entsprechender Weise ist vielleicht auch der entodermhaltige Randsaum, den HAECKEL (88) ganz unberechtigt, seiner Medusomtheorie zu Lieb, dem Velum der Hydromedusen gleichstellt, als eine Anzahl verschmolzner, geeignet umgestalteter Deckstücke zu betrachten.

Den Gründen, welche uns das Studium des ausgebildeten Thieres für diese Annahme bietet (siehe Mittheilung III), ist folgender, allerdings nur als Hypothese vorzutragender Vergleich hinzuzufügen. Gemäss Fig. FF existirt der innigste Zusammenhang des Entoderms von Kamm und Randsaum, dagegen findet sich eine Lücke (oder nur spurenhafte Verbindungen) zwischen dem genannten Entoderm und dem des Polypen und Fangfaden. Es scheint, als wenn durch die Einstülpung des ectodermalen Blasenkerne der innere Larvenraum in zwei scharf von einander geschiedene Theile zerlegt worden wäre, die nebenbei auch in ihrer structurellen Beschaffenheit sich durchaus von einander unterscheiden. Im Princip das Gleiche finden wir, meiner Ansicht nach, aber bei den typischen Physophorenlarven (Fig. H u. U; Fig. 2 u. 3). Deutlich sondert sich vom hintern Larvenkörper — allerdings auch von der Blase — ein Ansatzstück für sämtliche larvale Deckstücke, durch dessen Vermittlung allein ihre Entoderräume mit dem des übrigen Larvenkörpers communiciren; dieses Ansatzstück geht sammt den Deckstücken bei der Ausbildung zum reifen Thier allen damit ausgestatteten Physophoren, ausser *Athorybia*, verloren. Nehmen wir nun an, dass sich der dauernden Erhaltung des ganzen einheitlichen Deckstückcomplexes eine noch innigere Vereinigung

der einzelnen Deckstücke unter einander und mit der Blase verbindet, so können wir uns ohne sonderliche Mühe eine Siphonophore von der Gestalt der *Velella* — so weit es den vordern Larvenkörper anlangt — entstanden denken.

So wenig gesichert die hier vorgetragene Homologie erscheint, so vermag sie doch unser Verständniss für die Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophorengruppen einigermaassen zu fördern. Von keinem andern Gesichtspunkt aus vermochte ich sonst die so aberrante und unstreitig am höchsten differenzirte Gruppe der Chondrophoren den andern Siphonophoren zu nähern. Zwar zeigen sich einige Aehnlichkeiten in der Organisation zu *Angela*, aber auch noch viel bedeutendere Differenzen; doch auch falls spätere Untersuchungen die Beziehung zu den typischen Physophorenlarven bestätigen sollten, ist noch nicht nothwendiger Weise ein directer Vergleich mit der oder jener andern Physophorenform als möglich vorauszusetzen. Denn, wie wir sehen werden, weichen *Velella* und *Porpita* himmelweit von allen bis jetzt bekannten Physophoren ab. Immerhin erscheint, wie hier nur kurz angedeutet werden soll, eine den Physophoren eigene Entwicklungsrichtung in den Chondrophoren aufs höchste gesteigert, ja vielleicht abgeschlossen; die Tendenz nämlich, unter Unterdrückung des Stammes sämtliche Anhänge auf das innigste unter einander in Verbindung zu setzen. Ferner dürfte auch das Verständniss der so sonderbaren *Athorybia* durch den vorgetragenen Vergleich gefördert werden, da nach ihm die Chondrophoren gleichfalls als geschlechtsreif gewordene Physophorenlarven, die aber in selbständiger Weise sich weiter differenzirten, aufzufassen wären. (Siehe Näheres in Mittheilung III.)

Ueberblicken wir nun zum Schluss die vorstehend geschilderten Befunde an den Larven der Siphonophoren, so ergiebt sich Folgendes. Entsprechend den vier Unterordnungen, über deren gegenseitiges verwandtschaftliches Verhältniss die nächste Mittheilung ausführlich Auskunft geben soll, treten vier Larvenformen auf, die jedoch im Wesentlichen übereinzustimmen scheinen. Vor allem ist hervorzuheben, dass ein Polypenstadium in der Entwicklung der Siphonophoren durchaus fehlt. In keinem Alter repräsentirt sich die Siphonophore als einfacher Polyp, wie es bislang für die phylogenetische Ableitung derselben von Hydroidpolypenstöcken unumgängliche Voraussetzung schien. Ebenso ausgeschlossen ist aber auch der Vergleich irgend einer der Larven mit einzelnen Medusen. In allen beobachteten Fällen constatirten wir eine Zerlegung des dotterreichen Plasmakörpers in

mehrere, den Hydroidindividuen gleichwerthige Stücke, von denen mindestens immer 3, zumeist 4 nachweisbar sind. Niemals fehlt eine vordere Glocke (oder Blase), ein hinterer Polyp und ein seitlich, an der Grenze beider Anhänge sich entwickelnder Fangfaden. Am ehesten differenzirt sich von diesen drei Anhängen stets die Glocke (oder Blase); der Fangfaden kann gleichzeitig deutlich werden, sein Auftreten kann sich aber auch verzögern; der Polyp gewinnt gelegentlich erst spät seine charakteristische Structur, da zu ihm, als dem eigentlichen Nährorgan der Larve der allmählich verschwindende Dotter am längsten enge Beziehungen bewahrt. Zu den genannten drei Anhängen gesellt sich in der Mehrzahl der Fälle ein vierter in sehr verschiedner Ausbildung, in dem wir ein Homologon der Deckstücke des fertigen Thieres erkennen müssen. Er kann — so bei einigen Physophorenlarven — noch vor der Anlage der Blase deutlich werden.

Wenn die Deutung des Vellelenkammes als modificirtes primäres Deckstück richtig ist, so fehlt ein Deckstück nur einigen Physophoren- und allen Cystophorenlarven<sup>1)</sup>. Wie in Mittheilung III ausführlich dargelegt werden wird, ist es durchaus unwahrscheinlich, dass die Cystophoren jemals mit Deckstücken ausgestattet waren; doch legen die Betrachtungen an gleicher Stelle eine directe Ableitung der Cystophoren von den Diphyiden, wenn auch nicht gerade von bis jetzt bekannten Formen, nahe, und wir haben eventuell eine Abzweigung der Cystophoren von ähnlichen Formen, wie mit denen die Physophoren in Verbindung zu bringen sind, anzunehmen. Aus der Calyphorenlarve würde also in einem Fall durch Modification der Deckglocke in Blase und kappenförmiges Deckstück die Physophorenlarve und im andern Fall durch Modification des Glockentheils in eine Blase, dagegen unter Rückbildung des Decktheils die Cystophorenlarve entstanden sein. Jedenfalls erscheint das Eine gesichert, dass von der Calyphorenlarve sämtliche andern Larvenformen abzuleiten sind; und wenn wir auch nicht in ihr die Urlarvenform, ebenso wenig wie in *Sphaeronectes* die Ursiphonophore zu erblicken haben, so dürfen wir uns doch ein Schema der Siphonophorenlarve construiren, das aus vier verschiedenen Theilen, nämlich aus Glocke, Deckstück, Fangfaden und Polyp zusammengesetzt ist.

Welche Schlussfolgerungen aus diesem Befund zu ziehen sind, darauf kann erst in Theil II näher eingegangen werden.

---

1) Der Kamm der *Physalia* ist in ganz anderer Weise als der *Veleva*-Kamm zu deuten.

### C. Anordnung der Anhänge am Stamm der entwickelten Siphonophore.

Im letzten Abschnitt wurde die Abhängigkeit des Stammes in seiner Entstehung von der Entwicklung neuer Anhänge am Larvenkörper hervorgehoben und er als ein Product sämtlicher Anhänge gedeutet. Betrachten wir das reife Thier jedoch, so erscheinen umgekehrt die Anhänge als Abkömmlinge des Stammes, besonders in der Knospenregion, wo jeder Zeit die Entwicklung neuer Gruppen zu beobachten ist. Man redet deshalb auch von einer Knospungslinie des Stammes. Bei sämtlichen Siphonophoren, ausgenommen die Chondrophoren, deren secundäres Verhalten in der nächsten Mittheilung besprochen werden wird, sind alle Anhangsgruppen oder einzelnen Anhänge in einer Reihe angeordnet; der Stamm erscheint als die Basis, auf der in regelmässiger Weise sich der complicirte Organismus aufbaut. Es erübrigt nun, zu untersuchen, wie die Anhänge an dieser Knospungslinie sich anordnen und ferner, ob die Knospungslinie die dorsale oder die ventrale Seite des Stammes einnimmt. Einige andere Fragen werden sich von selbst an die gestellten, fundamentalen anschliessen.

#### 1) Dorsal und ventral am Stamm.

Zur Bestimmung des Dorsal und Ventral ist ohne Zweifel nur das ausgewachsene Thier heran zu ziehen, da an der Larve die Abhängigkeit vom Dotter und andere cänogenetische Complicationen die Stellung des Körpers beeinflussen, wie es der Vergleich der Calyphorenlarve mit der der Physophoren deutlich machte. Aber auch unter den ausgewachsenen Thieren erscheinen nicht alle zur Beantwortung unserer Frage geeignet. Dies wird sofort bei näherem Eingehen auf die Literatur verständlich werden. CHUN sagt (92) hinsichtlich des Dorsal und Ventral auf p. 124 in der Anmerkung: „Die Medianlinie des Stammes, an welcher die einzelnen Anhänge knospen, wird nach dem einstimmigen Vorgehen aller frühern Beobachter als die Ventrallinie betrachtet.“ Suchen wir nun in der Literatur zurück, wo zuerst ausführlicher dieses Vorgehen begründet ist, so finden wir bei CLAUS (63) p. 540 folgende Erklärung: „ . . . Dasselbe gilt auch von den Individuengruppen des Stammes unterhalb der Schwimmsäule, welche bei *Apolemia* auf kurzen Aussackungen entspringen, von denen man sich an dem entblätterten Stamm überzeugt, dass sie in eine longitudinale Linie hineinfallen. Bei der Spiraldrehung bleibt

dieselbe auf der convexen Seite, welche wir deshalb als die vordere oder ventrale bezeichnen können.“ — Das ist alles, was zur Begründung vorgetragen wird.

Noch kürzer fasst sich HAECKEL 1869. Er sagt auf p. 14: „Es erscheint nun aus mehreren Gründen am naturgemässesten, ebenso bei dem entwickelten Siphonophorenstamm, wie bei dem primären Polypiten, aus welchem derselbe hervorgeht, diejenige Seite desselben als die ventrale oder Bauchseite zu bezeichnen, an welcher die Knospen des spätern secundären Polypiten, die Knospen der Schwimglocken etc. hervorsprossen.“ Welche Gründe HAECKEL bestimmten, darüber erhalten wir keine Auskunft; auch erwähnt er mit keinem Wort die Angabe von CLAUS. Gegen letztere ist nun Verschiedenes einzuwenden.

Zunächst muss es als unzulässig bezeichnet werden, einen Erscheinungszustand, der nur vorübergehend ist und, auf Reizung hin, durch gewaltsame Action der Stammmusculatur zu Stande kommt, zur Bestimmung der Lagebeziehungen auszuwählen. Denn die Spiraldrehung ist dem Siphonophorenstamm nicht in jedem Zustand des Thieres eigenthümlich. Zwar giebt es einige Arten, welche Ausnahmen machen, so z. B. die *Forskalea*-Arten, *Physophora*, *Angela* und *Physalia*; aber alle diese gehören zu den am complicirtesten gebauten Siphonophoren, und gegen ihre Auswahl wäre das zweite Bedenken zu äussern, dass wir bei Abgabe eines für sämtliche Siphonophoren gültigen Entscheides vor allem die einfachern Formen, welche primäre Verhältnisse zeigen, heran zu ziehen haben. *Apolemia*, die CLAUS bei seinen Erörterungen benutzte, ist zweifellos die einfachste Physophore, und sie könnte in der That auch zur Lösung der Frage nach dem Dorsal und Ventral dienen, wie im weitem gezeigt werden wird; aber einfacher und sicherer ist es, noch ursprünglichere Formen auszuwählen, und als solche, als die Vorläufer der Physophoren sowie auch der Cystophoren und Chondrophoren, sind die Calycophoren herauszugreifen. Es genügt der Hinweis auf die unter A und B nachgewiesene Ableitung der Physophorenblase vom Glockentheil der larvalen Calycophorendeckglocke, um die primäre Stellung der Calycophoren als gesichert zu betrachten.

Ruhig im Wasser schwebende Calycophoren (mit Ausnahme von *Hippopodius*) zeigen einen vollständig gestreckten oder höchstens in seinem Anfangstheil kaum merklich gewundenen Stamm. Dabei ist noch ein weiteres Moment zu beachten. Wenn die Calycophore, etwa eine *Praya* oder *Diphyes*, ruhig schwimmend, jagt — und in diesem Verhalten trifft man sie fast stets im Meer an — so stellt sich ihre

Längsaxe horizontal ein. Das Gleiche gilt auch für fast alle Physophoren und muss überhaupt als das für sämtliche mit Schwimmglocken ausgestatteten Siphonophoren normale Verhalten bezeichnet werden, denn die Schwimmblase mit ihrem Gasinhalt oder der Oeltropfen in der Diphyidenglocke, welche ein senkrechtes Aufsteigen im Wasser bewirken, können zur Locomotion nur beitragen, wenn die viel stärker wirkenden Schwimmglocken ruhen. Je grösser der Stamm, desto geringer natürlich die Wirkung von Blase und Saftbehälter; daher sehen wir auch ruhende Individuen von *Praya*, *Diphyes quadrivalvis*, *Apolemia*, *Agalma*, *Forskalea* u. a. wagrecht im Wasser schweben, höchstens im Anfangstheil senkrecht aufgerichtet, während die kleinen Diphyen und Abylen sowie junge Physophoren von der Gasblase oder dem Oeltropfen lothrecht herabhängen. Da also die grösste Zahl der Siphonophoren und zwar gerade die für eine Beurtheilung der Siphonophorenorganisation maassgebenden — denn die Cystophoren und Chondrophoren stellen secundär stark umgebildete Formen dar — während des ihnen normalen Zustandes ruhiger Jagd, in dem jeder Anhang in Thätigkeit tritt, eine horizontale Haltung zeigen; so sind wir zunächst im Stande, uns sicher darüber zu entscheiden, was vorn und hinten am Siphonophorenstamm zu nennen ist. Als vorderster Theil gilt bei den Calycophoren die erste oder die einzige Deckglocke, bei den Physophoren etc. die Schwimmblase; als hinterster Theil der letzte Polyp am entgegengesetzten Stammende. Vorn kann gelegentlich zu oben und hinten zu unten werden; wir werden uns aber hüten, vorn und hinten auch mit ventral und dorsal zusammenzuwerfen, wie CLAUS es that, und ebenso wird man gut thun, des eben geschilderten Wechsels in der Haltung (*Diphyes*, *Abyla*) wegen, dorsal und ventral nicht als oben und unten zu bezeichnen. Wenigstens in dieser Arbeit und in den folgenden Mittheilungen soll nach diesen Gesichtspunkten vorgegangen werden.

Da die Spiralwindung des Stammes als ein sehr vielen Siphonophoren, und zwar gerade den ursprünglichsten, nicht in jedem Zustand eigenthümliches Phänomen zu betrachten ist, da wir vielmehr den Calycophorenstamm in der Ruhe oder bei ruhigem Schwimmen gestreckt finden, so können aus solch vorübergehendem Zustand nicht die Lagebeziehungen der Anhänge am Stamm abgeleitet werden. Aber selbst die meisten Calycophoren sind trotz aller Einfachheit im Bau nicht ohne weiteres zur Bestimmung des Dorsal und Ventral am Stamm zu benutzen, da durch das Auftreten von zwei oder einer grössern Zahl von Deckglocken und Glocken am Vorderende des Stammes die

Haltung desselben sehr wesentlich beeinflusst wird (siehe später). Ganz ursprüngliche Verhältnisse treffen wir nur bei der einglockigen *Sphaeronectes*, von der es auch wahrscheinlich ist, dass die einzige vorhandene Deckglocke überhaupt die einzige ist, die gebildet wurde, also direct die larvale. Betrachten wir nun eine ruhende *Sphaeronectes*, die so orientirt ist, dass der Saftbehälter der Deckglocke nach vorn, der Schwimmsack nach unten und ein wenig schräg nach hinten sieht — eine Haltung, die auch bei ruhigem Schwimmen gewahrt wird —, dass ferner der gestreckte Stamm unter leicht bogiger Krümmung nach hinten aus der Schutzhöhle heraushängt (s. Fig. 6, auch Fig. 9); so zeigt sich der Stamm von seinem Anfang an, von der Vereinigungsstelle von Saftbehälter und Glockengefäss aus, auf der dorsalen Seite mit Knospen, die allmählich nach hinten hin zu fertigen Anhängen heranwachsen, bedeckt, während die ventrale Seite der Anhänge vollständig entbehrt. Wir entnehmen diesem Befund, der uns ein unzweifelhaft ursprüngliches Verhalten kennen lehrt, dass nicht, wie bis jetzt angenommen wurde, die Knospungslinie des Stammes ventral, sondern vielmehr dorsal gelegen ist.

CHUN, welcher, wie wir bereits sahen, die Knospungslinie als ventral am Stamm gelegen bezeichnet, sagt 92 p. 93 bei Schilderung der einglockigen *Muggiaea picta* (bei ihm *Doramasia picta*) — die in der Anordnung ihrer Theile im wesentlichen der oben geschilderten *Sphaeronectes* entspricht — folgendes: „Die Subumbrellargefässe (die Gefässe des Schwimmsacks der Deckglocke) nehmen ihre Entstehung aus einem Stielcanal, der seinerseits von der Dorsalfläche der Stammwurzel kurz unterhalb der Einmündung des Oelbehälters entspringt.“ — Wir sahen im Gegensatz hierzu den Stielcanal ventral zu Stamm und Saftbehälter gelagert. — „Auf diesen dorsalen Ursprung des Stielcanals, . . . , lege ich um so mehr Werth, als ich nicht nur die allgemeine Gültigkeit dieses Verhaltens bei den Calyphoriden nachweisen, sondern auch das Knospungsgesetz für die Schwimglocken der Polyphyiden und Physophoriden auf die dorsale Anlage der ersten definitiven Glocke zurück führen werde.“ — Noch in dieser Arbeit werde auch ich mich bemühen, die so überaus schwierigen Knospungsverhältnisse der Calyphoren im Speciellen, wie anschliessend die der Physophoren ganz im Allgemeinen festzustellen, indem ich dabei jedoch ganz andere Wege einschlage, als CHUN sie andeutet. Bevor darauf jedoch eingegangen und auch Näheres über dorsal und ventral bei den noch nicht besprochenen Calyphoren beigebracht werden kann, ist es nöthig, die Reihenfolge der einzelnen Anhänge

am Stamm zu bestimmen, da wir dabei ganz eigenthümliche Wanderungen einiger Anhänge während ihrer Entwicklung und zugleich auch die wahrscheinliche Ursache für das so bemerkenswerthe Phänomen der Spiraldrehung kennen lernen werden.

## 2) Reihenfolge und Vertheilung der Anhänge am Calycophorenstamm.

Die einfachst gebauten Calycophoren zeigen deutlich sämtliche, hinter den grossen vordern Locomotions- und Schutzapparaten gelegenen Anhänge in eng geschlossenen Gruppen am Stamm angeordnet, die durch anhangsfreie Stammstrecken getrennt werden. Auf die muthmaassliche Ursache dieser auffallenden Anordnungsweise kann erst in Theil II näher eingegangen werden; wir wollen hier nur betrachten, wie sich die einzelnen Gruppen entwickeln und welche Lagerung die Theile nach Abschluss der Entwicklung einnehmen. In Hinsicht auf die Theile selbst, welche eine Gruppe aufbauen, sei auf Capitel A und B hingewiesen und nur kurz bemerkt, dass jede Gruppe aus sämtlichen vier Arten von Anhängen, die für die Siphonophoren charakteristisch sind und die wir auch an der Larve fanden, besteht.

CHUN als der Einzige, welcher sich eingehend mit der Anordnung der Anhänge am Calycophorenstamm beschäftigte, sagt 91 von *Praya dubia* (bei ihm *Stephanophyes superba*) auf p. 568: „Die einzelnen Constituenten einer Gruppe nehmen aus 4 neben einander liegenden Knospen ihre Entstehung.“ Im folgenden Jahre, in der Monographie der Monophyiden, heisst es dagegen auf p. 70: „Eine jede Gruppe, mag sie aus 4 oder 5 Constituenten zusammengesetzt sein, nimmt am Anfangstheil des Stammes aus einer einzigen Knospe ihre Entstehung.“ Ich muss beide Angaben anfechten, denn nach meinen Befunden an *Sphaeronectes*, *Praya*, *Diphyes* und *Abyla* entsteht jede Stammgruppe aus zwei deutlich gesonderten, zeitlich nach einander sich entwickelnden Knospen. Dieses Ergebniss ist um so wichtiger, als es geeignet scheint, die unter B mitgetheilten Befunde an der Larve zu bekräftigen (siehe Theil II). — Wir gewahren am Anfangstheil des *Sphaeronectes*-Stammes folgendes Bild (siehe Fig. 6).

Während ventral und seitwärts der Stamm völlig glatt cylindrisch erscheint, trägt er dorsal buckelförmige Knospen, die nach hinten zu an Höhe zunehmen. Jede Knospe wird zu einem Schlauch, der sich proximal stielartig verdünnt; wo Stiel und Schlauch zusammenstossen, entwickelt sich ein nach vorn gerichteter Seitenspross. Letzterer liefert den Fangfaden, der dicke Schlauchtheil den Polypen. Beide

entwickeln sich unter stetem Wachsthum immer in den gleichen Lagebeziehungen zu einander weiter. Am Stamm entsteht unter dessen an der Anheftungsstelle des Stieles, links seitlich und etwas nach vorn zu gewendet eine neue buckelförmige Knospe, die gemeinsame Anlage von Gonophor und Deckstück. Wie diese beiden Stücke sich bei fortschreitendem Wachsthum verhalten, konnte ich bei *Sphaeronectes* aus Mangel an Material nicht beobachten; nur an einer letzten Stammgruppe (Fig. 10) war zu constatiren, dass sie noch immer innige räumliche Beziehungen zu einander unterhalten und von Polyp und Fangfaden beträchtlich weit abstehen. Der Gonophor liegt links dem Stamm an, das Deckstück ist nach rechts hinüber gebogen.

Von CHUN (92) erfahren wir über die Entwicklung von Gonophor und Deckstück aus der gemeinschaftlichen Urknospe, dass letztere sich in einen vordern und hintern Abschnitt halbt, von denen der vordere zum Deckstück, der hintere zum Gonophor wird. Diese Angabe muss ich aufs entschiedenste anfechten. Zwar *Sphaeronectes* konnte ich zum Entscheid nicht heranziehen, da mir leider die betreffenden Entwicklungsstadien nicht zu Gesicht kamen; aber sowohl bei *Praya* wie bei *Abyla*, *Diphyes* und der aufs nächste verwandten *Muggiaea* (die CHUN bei den Monophyiden aufführt und für die sein Knospungsgesetz Geltung hat) zeigten alle die zahlreichen von mir untersuchten Individuen eine vordere Entstehung der Glocke, eine hintere des Deckstücks. Betreffs CHUN's Darstellung für *Sphaeronectes* (seine *Monophyes brevitruncata*) auf fig. 1, tab. 9, kann meiner Ansicht nach nur die Erklärung Geltung haben, dass es sich hier um einen abnormen Fall handelt. Dafür scheint mir auch die hintere Lage des Fangfadens an Gruppe 3, die im Widerspruch zu CHUN's Textfigur 4 auf p. 70 steht, zu sprechen.

Betrachten wir zunächst *Praya cymbiformis*. Auch hier tritt die schlauchförmige Knospe für Polyp und Fangfaden zuerst auf, und wir sehen beide Theile bereits gesondert, wenn die kuglige Knospe für Gonophor und Deckstück am Stamm und zwar, wie bei *Sphaeronectes*, unmittelbar an der Basis des kurzen Stieles, der beide andere Theile trägt, auftritt. Sie zerfällt rasch in eine vordere und hintere Hälfte, welche erst in breiter innerer Communication stehen, dann, wie Fig. 11 zeigt, deutlich sich von einander abheben. Die vordere, langsam wachsende Glocke verharrt dauernd in ihrer Stellung, die durch die Nachbarschaft zu Fangfaden und Polyp gekennzeichnet ist; dagegen beginnt das hintere, ausserordentlich rasch sich vergrößernde Deckstück bald eine eigenthümliche Wanderung auszuführen. Es ent-

wickelt sich zu einem schmalen, nierenförmigen Gallertkörper (Fig. 12), der quer dem Stamm aufsitzt und den rechten Lappen gegen den linken etwas gehoben zeigt. An der Basis des erstern verläuft ein einziges der unter A bereits erwähnten Nebengefässe des krausenartig verbreiterten Stieles; am linken Lappen dagegen sehen wir zwei, von denen das hintere, kürzere, aus welchem das bereits distal ausmündende eigentliche Deckstückgefäss entspringt, einem kleinen Nebenlappen entspricht. Unter beständiger Grössenzunahme (Fig. 13) wandert nun das Deckstück, mit dem rechten Lappen voran (Fig. 14), hinter Gonophor und Polyp vorbei nach rechts, bis es schliesslich mit seiner stark gedehnten Ansatzstelle den ursprünglich freien Raum ventral am Stamm fast vollständig umgreift und mit seinem rechten Lappen, der an der Basis sich kahnartig vertiefte, den Gonophor von links her übergreift. Die beiden linken Lappen gelangten dabei auf die rechte Seite des Polypen und Fangfadens und nehmen beide Anhänge jetzt schützend zwischen sich. Der Gonophor wird Anfangs durch die Wanderung des Deckstücks um ein Gerings nach rechts mit gezogen und liegt zunächst dem Polypen von vorn dicht an; später, wenn sein Gallertschirm sich mehr und mehr ausbildet, hebt er sich wieder deutlicher vom Polypen ab, bewahrt aber die gleiche, etwas nach rechts und vorn zu geneigte Stellung.

CHUN'S Schilderung (91) von der Entwicklung der Deckstücke bei *Praya dubia* (bei ihm *Stephanophyes superba*) ist zu wenig vollständig, um einen Vergleich mit dem oben Gesagten, das auch für *Pr. plicata* (*Pr. diphyes* VOGT) Geltung hat, zu gestatten. Wir können nur entnehmen, dass auch eine Verlagerung sich vollzieht, indessen scheint es mir nach der engen Beziehung der *Pr. dubia* zu *Pr. cymbiformis* fraglich, ob sie so einfach verläuft, wie CHUN es annimmt.

Einen vollständig andern Verlauf als bei *Praya* nimmt die Entwicklung des Deckstücks bei den Diphyiden. Die erste Anlage der Gruppen ist allerdings bei beiden Familien die gleiche, denn hier wie dort entstehen zunächst schlauchförmige Knospen, die sich in Polyp und Fangfaden (Fig. 15, 16, 17) sondern. Doch liegt als Unterschied bereits der Mangel eines Stieles für diese beiden Theile, sowohl bei *Abyla pentagona* wie bei *Diphyes appendiculata*, vor; nur *Diphyes quadrivalvis* lässt einen kurzen Stiel erkennen. Die Doppelknospe für Gonophor und Deckstück (Fig. 15, 18, 20, 21, 22) entsteht wie bei *Praya*, und wie dort entwickelt sich der erstere Theil ziemlich langsam, während das Deckstück, wenigstens bei beiden *Diphyes*-Arten (Fig. 19), sich sehr rasch vergrössert. Wesentlich charakteristisch

für die Diphyiden ist eine entgegengesetzte Wanderungsrichtung der Deckstücke als bei den Prayiden. Ich muss gestehen, dass ich zunächst bei *Abyla*, welche in Hinsicht auf das Wanderungsphänomen das Extrem bietet, eine Deckstückverlagerung überhaupt nur in engen Grenzen und in entgegengesetzter Richtung, als es wirklich der Fall ist, sich vollziehend glaubte. Denn man beobachtet das Deckstück bei fast allen jungen Gruppen (Fig. 23, 24) in seitlicher und schliesslich in dorsaler Lage am Stamm; doch fiel mir schon zeitig auf, dass es bald nicht mehr wie Anfangs die linke, sondern die rechte Stammseite einnimmt. Gute Präparate belehrten mich nun über eine Wanderung nach links von der Ursprungsstelle aus, die nicht eher endet, als bis das Deckstück von rechts sich wieder Polyp und Fangfaden nähert und nun sich wie ein Reiter mit den beiden Querflügeln seines kreuzförmigen Entodermcanals über diese hinweglegt. Dabei zieht sich das Ansatzstück stielartig fein aus und legt sich wie ein Halsband dem ventralen Theil des Stammes aufs dichteste an, so dass in Wirklichkeit das Deckstück trotz seiner Wanderung vorläufig den alten Ansatzpunkt hinter der Glocke behauptet. Indessen scheint diese alte Verbindung mit dem Stamm mit der Zeit zu schwinden, wenigstens konnte ich sie später nicht mehr nachweisen, und wahrscheinlich wird eine neue Verbindung unmittelbar an der spätern Anheftungsstelle eingegangen.

Keiner der Autoren, welche *Abyla* untersuchten, erwähnt diese eigenartige Verlagerung des Deckstücks. Nur hinsichtlich der letzten Entwicklung desselben und seines Verhaltens zum Stamm vor der Abstossung der ganzen Gruppe als frei schwimmende Eudoxie herrschen verschiedene Ansichten, auf die hier noch näher eingegangen werden muss. Zunächst gilt es die Formveränderungen des Deckstücks, die in Abhängigkeit zu den Wanderungsvorgängen stehen, eingehend zu untersuchen. Das Anfangs ovoid geformte Deckstück (Fig. 21) plattet sich bald ab unter seitlicher Verbreiterung und Zuspitzung am distalen Ende (Fig. 22), so dass es nun einer sehr kurzen, stumpfen Lanzenspitze oder dem Kopf einer Giftschlange, wenn man ihn von oben betrachtet, gleicht. Zu gleicher Zeit wendet es sein erst nach hinten gekehrtes distales Ende nach links (Fig. 23) und ist bereits vom Gonophor vollständig gesondert. Mehr und mehr rückt es nach links, dann auf die ventrale, schliesslich auf die rechte Stammseite (Fig. 24), wobei sich sein distales Ende immer voran bewegt; es verbreitert sich immer stärker, erscheint erst kleeblattförmig, dann fünfeckig im Flächenumriss, und zugleich bildet es eine Anzahl

scharfer Kanten und regelmässiger Flächen aus. Wir unterscheiden eine grosse, ziemlich glatte, dem Stamm zugekehrte Fläche — die ventrale —, die von einer scharfen, 5fach gebrochenen Seitenkante abgeschlossen wird; darauf baut sich symmetrisch die complicirte dorsale Partie auf, bestehend aus einer proximalen und vier lateralen Flächen, die sich in verschieden steiler Neigung gegen eine kleine, fünfseitige dorsale Fläche hin verschmälern. Bedeutungsvoll für die Entwicklung des spätern Cubus (Fig. 27 u. 28) sind nur die proximale, die beiden nebenliegenden lateralen und die dorsale Fläche; die zwei andern, bald unregelmässig geformten, werden zum distalen, gezackten Fortsatz des Deckstücks, welcher sich weit über Fangfaden und Polyp an der fertigen Eudoxie hinweglegt und vom distalen, langen Theil des Entodermgefässes durchzogen wird. Dieses selbst erscheint auch von complicirter Gestalt. An jener Stelle, wo der lang gedehnte dünne Stiel sich mit der Ventralfläche des Deckstücks vereint — etwa am Ende des ersten Drittels ihrer Länge — theilt sich das Gefäss in drei Arme, deren distaler in den erwähnten distalen Fortsatz des Deckstücks eintritt, deren zwei seitliche, sehr plumpe unter der proximalen Kante der dorsalen Deckstücksfläche verlaufen. Bald kommt dazu noch ein sehr kurzer proximaler Arm, der bis fast an die ventrale Kante der proximalen Deckstücksfläche reicht; auf diese Weise gewinnt der entodermale Hohlraum täuschend das Aussehen eines Kreuzes. — Die weitem Formveränderungen treten ein, wenn sich das Deckstück, wie bereits angedeutet wurde, sattelartig über Polyp und Fangfaden hinweglegt. Die Ventralfläche steht nun senkrecht zur dorsalen Stammseite und liegt unmittelbar der vordern Fläche des Polypen sowie dem Fangfaden an; die proximale Kante überquert den Stammrücken, der distale Fortsatz ragt frei hinweg, die seitlichen Flächen greifen unter stetem Wachsthum nach hinten über den Polyp über. Das Gleiche thun auch die seitlichen Schenkel des innern Hohlraums, indem sie sich hufeisenförmig nach hinten einkrümmen. — Die spätere cubische Gestalt des Deckstücks kommt nun auf folgende Weise zu Stande:

Die dorsale Fläche vergrössert sich gleichmässig nach allen Seiten hin und ebenso die beiden lateralen Flächen. Da mit der Gallertabsonderung im Bereich der Kanten nicht die Absonderung in der Mitte der Flächen gleichen Schritt hält, so erscheinen letztere muldig vertieft (Fig. 25), wenn auch bereits von ziemlich gleich grossen Umrissen. Die proximalen Kanten der lateralen Flächen werden zu beiden Seiten des Stammes übergeschoben, und hierdurch wird auch die

proximale Fläche des Deckstücks in eine tiefe Mulde umgebildet, die zugleich durch das allseitige Wachsthum der lateralen Flächen nach hinten zu verlängert wird. Der Stamm erscheint daher in eine tiefe Rinne eingeschlossen, deren Ränder schliesslich fast über ihm zusammenstossen. Diese Rinne — die vergrösserte proximale Fläche des Deckstücks — entspricht der spätern vordern Fläche des Cubus; ebenso sind bereits die dorsale und die beiden lateralen vorhanden; ganz aber fehlt noch die ventrale, denn diese ist nicht von der ursprünglich ventralen Deckstückfläche abzuleiten. Sie entsteht, indem Gallerte reichlich zwischen den beiden Hufeisenschenkeln des Entodermraums sich entwickelt und hier zunächst eine ventrale, distale Kante vordrängt, die sich über die bis jetzt frei gebliebene Glocke hinweglegt und diese sammt Polyp und Fangfaden in einen kegelförmigen, distalwärts offenen Raum einschliesst; allmählich häuft sich immer mehr Gallerte proximal von dieser neuen ventralen Kante an, so dass auch eine neue proximale ventrale Kante entsteht, die allerdings vorläufig durch den Stamm noch stark eingebuchtet ist, ebenso wie die proximale Kante der dorsalen Fläche. Indem nun beide proximale Kanten unter weiterer Gallertentwicklung sich strecken, wird der Stamm vom Deckstück vorn und hinten abgekrümmt, und da dieser Druck allmählich sich steigert, kommt es zu einer vollständigen Ablösung vom Stamm. Nun ist der Cubus, wenigstens den Kanten nach, fertiggestellt, aber auch die muldigen Ausbuchtungen der Flächen schwinden nach und nach, bis zuletzt die Flächen fast ganz die Höhe der Kanten gewinnen.

Auch diese Formveränderungen bei der Entwicklung des *Abyla*-Deckstücks, vor Allem die letzten, welche zur Ablösung der Eudoxie vom Stamm führen, sind bis jetzt noch nicht genau erkannt worden. GEGENBAUR gab (53) an, dass der Stamm sich zwischen Deckstück und die übrigen Gruppentheile einfüge; er behauptete dem zu Folge eine dem Polyp, Fangfaden und Gonophor entgegengesetzte Lagerung des Deckstücks am Stamm. Dagegen trat (54) bereits LEUCKART auf, indem er alle Theile einseitig vom Stamm liegend beobachtete; doch grenzte nach ihm — wenigstens geht das aus der fig. 10, tab. 11 hervor — das Deckstück nicht mit der proximalen, sondern mit der ventralen Fläche an den Stamm. Die jungen Eudoxien hängen nach genannter Figur unter schräger Neigung am Stamm, während sie in Wirklichkeit (ausgenommen die älteste) senkrecht zum Stamm gestellt sind. Ausserdem wird angegeben, dass die freien Kanten der sich um den Stamm vorschiebenden Flächen jenseits zur Ver-

schmelzung kommen sollen, so dass also ein Stück des Stammes in das Deckstück eingeschlossen würde. — CHUN erkannte (92) zwar diesen Irrthum LEUCKART's, er verfällt aber in den GEGENBAUR's zurück, indem er eine, den übrigen Theilen opponirte Stellung des Deckstücks am Stamm angiebt.

Weit einfacher gestaltet sich die Deckstückentwicklung und -Wanderung bei *Diphyes* (Fig. 19 u. 29). Die Anlage der Gruppe ist genau wie bei *Abyla*; die Knospe für Fangfaden und Polyp bleibt — wenigstens zunächst — stiellos, und Gonophor und Deckstück nehmen in bekannter Weise Ursprung aus einer gemeinschaftlichen Knospe an der Basis der beiden andern Theile. Sehr rasch wächst das Deckstück nach links und hinten, weniger auch nach vorn zu, in ein dünnes Gallertblatt aus, das immer weiter den Stamm umgreift, bis es Polyp und Fangfaden von rechts her erreicht. Von einer eigentlichen Wanderung ist kaum zu reden, denn die Anheftestelle neben dem Gonophor bleibt, und der erst ganz kurze Entodermcanal vergrössert sich nur nach links, der Ausbreitung des Gallertblattes folgend, bis er, einem Ring vergleichbar, die seitlichen und die ventrale Partie des Stammes umgiebt. Schliesslich ist der Stammumfang sowie Fangfaden, Polyp und Gonophor dütenartig fast ganz vom Deckblatt eingeschlossen. Nun, kurz vor der Ablösung, kommt es auch zur Entwicklung des am Eudoxiendeckstück (Fig. 30) bekannten, spindelförmigen Saftbehälters, indem am ringförmigen Entoderm-Canal, ungefähr in der Mitte seines Verlaufs, eine nach vorn gerichtete Ausstülpung entsteht, die sich nach und nach vergrössert und schliesslich breit dem ursprünglich allein vorhandenen Ring aufsitzt, der an der fertigen Eudoxie sich nur als niedriger, dunkler Sockel von der wabig-zelligen Spindel abhebt. Zugleich wächst auch der erst kleine, vordere Deckstückfortsatz zu der dicken Pfeilspitze aus, die für die Eudoxie von *Diphyes* so charakteristisch ist.

Wenig abweichend ist das Verhalten der dauernd am Stamm verharrenden Gruppen von *Diphyes quadrivalvis*. Der ringförmige Entodermcanal berührt sich fast an beiden Enden (Fig. 31), die ein wenig vom Stamm sich abwenden; er liegt dem Stamm nicht so unmittelbar an wie bei *Diphyes appendiculata*, wird vielmehr durch eine muskulöse Ansatzplatte getrennt, die sich auch zwischen den Stamm und die Ansatzpunkte vom Gonophor und von den kurzgestielten Polyp und Fangfaden einschiebt. Dem gemäss erscheint das Gallertblatt weiter als bei der erst beschriebenen Species, und wenn die Platte sich contrahirt, umschliesst es noch inniger als bei *D. appendiculata* Stamm

wie Anhänge. Ein Saftbehälter kommt nicht zur Ausbildung; auch vergrössert sich der vordere Gallertfortsatz nur wenig.

Bei *Hippopodius* unterbleibt die Entwicklung von Deckstücken ganz, wir treffen hier also secundär vereinfachte Verhältnisse, deren Ursache weiter unten ersichtlich werden wird. Eine Complication tritt dagegen durch die zeitige Anlage zahlreicher Gonophoren ein.

Ueber die Physophoren, Cystophoren und Chondrophoren wird ausführlich in der nächsten Mittheilung berichtet werden. Die Entwicklung der Gruppen verläuft selbst bei der einfachsten Physophore, *Apolemia*, complicirter als bei den Calycophoren, da sowohl Polypen und Fangfaden wie Deckstücke in grösserer Zahl sofort an den Gruppen sich anlegen, dagegen die Gonophoren — ebenfalls in grosser Zahl — erst sehr spät auftreten. — Durch Zerlegung der Gruppen in mehrere, räumlich von einander getrennte Untergruppen wird bei andern Physophoren das Maass der Complication noch gesteigert.

### 3) Weitere Bemerkungen über Dorsal und Ventral, über die Spiraldrehung, sowie über den zonigen Bau des Stammes.

Im letzten Abschnitt wurden die Befunde des vorletzten zu Grunde gelegt und die Stammseite, welche die Gruppenknospen treibt, als die dorsale bezeichnet. Aber nur bei wenigen andern Calycophoren beobachten wir, wie bei *Sphaeronectes*, die Anhänge in Wirklichkeit dorsal am gestreckten Stamm gelegen; vielmehr vollziehen sich bei allen zwei- und vielglockigen Formen Drehungen am Vorderende des Stammes, welche die Lageverhältnisse der Gruppen wesentlich beeinflussen. Ich muss an dieser Stelle kurz das Bild beschreiben, das eine jagende *Praya cymbiformis*, eine der einfachst gebauten und daher für uns besonders interessanten Siphonophoren gewährt. Die beiden ungleich grossen Deckglocken am Vorderende des Stammes liegen über einander und zwar die grössere stets zu unterst; wir sehen an ihnen vorn den Decktheil mit dem rudimentären Saftbehälter, hinten die Schwimmhöhle, deren regelmässig sich wiederholende Bewegungen zur Hauptsache die Locomotion bewirken. Wo die beiden Saftbehälter und beiden Glockengefässe zusammenstossen, beginnt der Stamm (Fig. 32, 33), an dem nur die ersten, jüngsten Stammgruppen eng gedrängt stehen, während die übrigen in Abständen von 1 cm und mehr auf einanderfolgen. Die allerersten Gruppen, die, wie oben geschildert, allein von der schlauchförmigen Anlage für Polyp und Fangfaden gebildet werden, entspringen seitwärts am Stamm; aber

noch innerhalb des Schutzraums des Deckglocken rücken sie auf die Bauchseite, wo sie bis ans Stammende zu verfolgen sind. Diese Verschiedenheit der Lage zu *Sphaeronectes* hat ihre Ursache in der Wanderung der Deckstücke, welche von der Knospungsstelle auf die anhangsfreie Seite des Stammes gelangen und diese durch ihr leichteres specifisches Gewicht sowie durch den Oeltropfen im Saftbehälter zur dorsalen machen. So wird der Stamm im ganzen Verlauf dorsal von den durchsichtigen, nierenförmigen Deckstücken, wie von zarten, quergestellten Glasdächern überdeckt; seine eigentlich dorsale Seite, welche die Polypen, Fangfäden und Gonophoren trägt, liegt aber ventral. — Noch ein anderes Moment wirkt mit, die Knospungslinie des Stammes ihrer, in Homologie zu *Sphaeronectes*, ursprünglich dorsalen Lage zu entfremden: die Anwesenheit einer zweiten Deckglocke am Vorderende des Stammes. Diese muss sich, um zu voller Geltung zu kommen und weder die erste zu behindern noch von dieser behindert zu werden, entgegengesetzt der ersten am Stamm einstellen, und dies geschieht, indem sie aus der ursprünglichen Nachbarschaft zur ersten durch eine Drehung des Stammes hinwegrückt. Hierbei müsste eigentlich die ursprünglich dorsale Stammseite sofort zur ventralen werden, indessen sondert sich das vorderste Stammstück, welches die Deckglocken trägt, unter Umbildung zu einer Art Platte einigermaßen vom Stamm der Nährzone ab, wobei die Knospen der letztern sowie die jüngste, vorhandene Knospe der einem stetigen Ersatz unterworfenen Deckglocken seitlich zu liegen kommen. Erst durch die Wanderung des Deckstücks wird die Umkehrung der Lageverhältnisse völlig zu Stande gebracht.

Bei den *Diphyes*- und *Abyla*-Arten (Fig. 34, 35 u. 36), welche keine gewaltige Nährzone gleich *Praya* besitzen, ist in der That das für *Praya* vorauszusetzende Verhalten durchgeführt, denn die jugendlichen Deckstücke vermögen keinen Einfluss auf die Haltung des Stammes auszuüben. Bei Entwicklung der grossen Schwimmglocke, welche wir als eine zweite Deckglocke, daran der Decktheil rückgebildet wurde (siehe Mittheilung III), auffassen müssen, gelangen die Anhangsgruppen auf die ventrale Stammseite, durch eine Torsion des Stammes auf der kurzen Strecke zwischen Deckglocke und Schwimmglocke.

Dass in der That die Ausbildung neuer grosser Locomotionsapparate am Vorderende des Stammes mit einer halben Drehung des Stammes Hand in Hand geht, beweisen uns jene Diphyiden, bei welchen die Schwimmglocke unterdrückt wurde (*Muggiaea* und *Ennea-*

gonum) und an denen die Anhangsgruppen die ursprünglich dorsale Lage bewahren. Fig. X ist in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Wir sehen hinter der larvalen Deckglocke die bleibende, abweichend gestaltete, die echte *Diphyes*-Deckglocke auftreten und beobachten hier zwischen beiden die bei jedem Glockenersatz nothwendige Stamm-drehung. Jedoch die larvale Deckglocke wird abgestossen, die bleibende nimmt die Haltung der abgestossenen ein, und in Folge dessen, da auch keine Schwimglocke auftritt, wird die ursprüngliche Lagerung der Anhangsgruppen wie bei *Sphaeronectes* gewahrt.

Fragen wir nun, welche Momente bestimmen denn eine dauernd gleichmässige Haltung der vordern Region des Calycophorenkörpers, so sind deren zwei anzuführen. Der Decktheil an den Deckglocken äussert durch die Wirkung seines Saftbehälters das Bestreben, sich dorsalwärts vom Glockentheil einzustellen; in der Ruhe wird also eine Calycophore mit grossem Saftbehälter in der Deckglocke sich senkrecht im Wasser einstellen. Dem wirkt entgegen bei der Locomotion die Thätigkeit des Glockentheiles. Denn um eine Fortbewegung in horizontaler Richtung zu ermöglichen, muss der Strom des aus dem Schwimmsack ausgestossenen Wassers möglichst gleichfalls horizontale Richtung haben, und in der That sehen wir die Schwimmsäcke von *Praya* sowie von sämtlichen Diphyiden bei der Bewegung horizontal eingestellt. (Bei *Sphaeronectes* als schlechtem Schwimmer ist der Schwimmsack bei der Locomotion nur wenig schräg gegen das Loth geneigt.) Der Saftbehälter verliert dann bei *Praya* vollständig seinen Einfluss, und bei den Diphyiden, wo er nicht wie bei den Prayiden vor, sondern neben die Schwimmhöhle durch eine secundäre Verlagerung des Glockengefässes zu liegen kommt, vermag er zwar eine dorsale Lage gegenüber dem Glockentheil zu behaupten, stellt seine Längsaxe aber auch horizontal ein. Daraus ergiebt sich für alle Calycophoren mit einer Deckglocke eine grosse Constanz in ihren Lagebeziehungen, und wir müssen noch untersuchen, wie sich die vielglockigen Formen, vor allem die Physophoren und die glockenlosen Cystophoren und Chondrophoren verhalten.

Wie wir bereits sahen, sind mit der Entwicklung von mehr als einer Deckglocke Drehungen vorn am Stamm verbunden, welche natürlich Einfluss auf die Lagebeziehungen der Anhangsgruppen haben. Am weitgehendsten zeigt sich dieser Einfluss bei dem Prayiden *Hippopodius*. Um jedoch dessen eigenartige Bauverhältnisse, die bis jetzt in einem wesentlichen Punkt durchaus verkannt worden sind, näher darzulegen, bedarf es einiger einleitenden Bemerkungen.

Wir sahen bei *Praya cymbiformis* und *plicata* den vordersten Stammabschnitt, welcher die beiden Deckglocken trägt, sich gegen den Stamm der Nährzone einigermaassen absetzen und sahen ferner die Knospe einer Ersatzdeckglocke unmittelbar vor den Gruppenknospen angelegt. In gleicher Weise schieben sich auch die Ersatzstücke der Diphyiden zwischen die bereits vorhandene Glocke und die jüngsten Knospen der Nährzone (Fig. 36, 37); wir haben also eine Knospungszone, die zum Theil Knospen — und zwar Deckglocken oder Glocken — nach vorn und zum Theil nach hinten zu — nämlich die Anhangsgruppen der Nährzone — liefert. Somit zerfällt bei allen Calycophoren, welche mehrere Glocken entwickeln, der Stamm in zwei Zonen, deren vordere, kürzere als Deckschwimmzone, deren hintere, viel längere, kurz als Nährzone zu bezeichnen ist. Beide Zonen wachsen dauernd in entgegengesetzter Richtung und erfahren ebenso dauernd Verkürzungen durch das Abstossen, einerseits von Deck- oder Schwimglocken, andererseits von Anhangsgruppen (auch bei *Praya* durch Verkümmern der letzten, ältesten Gruppen).

Bereits bei der Gattung *Praya* finden wir die Tendenz einer Anhäufung von Deckglocken über die Zweizahl hinaus. Man beobachtet gelegentlich Exemplare der beiden häufigsten Arten, *Pr. cymbiformis* und *plicata*, wo eine oder zwei der Reserveknospen schon zu beträchtlicher Grösse heranwachsen, bevor die beiden Hauptdeckglocken abgestossen wurden; der Wechsel der Deckglocken erfolgt, wie besonders CHUN gezeigt hat, relativ so schnell, dass Exemplare mit überzähligen Deckglocken wohl verständlich sind. Bei einer *Praya dubia* (*Stephanophyes superba*) fand CHUN (91) 4 Deckglocken kreuzweis gestellt; bei einer andern *Praya* (*Desmophyes annectens* HCKL.), die wahrscheinlich mit der *Praya medusa* METSCH. zusammenfällt, beobachtete HAECKEL sogar deren 6, welche eine regelmässige, zweizeilige Deckschwimmzone bildeten. Weder bei CHUN noch bei HAECKEL erfahren wir Befriedigendes über die Anheftungsweise der Deckglocken am Stamm, indessen sind wir wohl im Stande, uns ungefähr ein Bild davon zu entwerfen. Bei dem vierglockigen Exemplar der *Praya dubia* handelt es sich zweifellos nur um eine Zufallsbildung, die bei einer besser schwimmenden Siphonophore überhaupt unmöglich wäre; die Ansatzstellen werden die ursprüngliche, enge Nachbarschaft bewahrt haben und die Drehungen des Stammes, entsprechend der Nebenordnung der Deckglocken in einer Ebene, unvollständige sein. Viel wichtiger ist der HAECKEL'sche Befund, denn die regelmässige Anordnung der 6 Deckglocken zu einer zweireihigen Deckschwimmzone

lässt auf Constanz dieser Erscheinung, wenigstens an ältern Individuen der *Praya annectens*, wie wir einstweilen diese Form nennen wollen (siehe Näheres in Mittheilung IV), schliessen.

HAECKEL sagt p. 170 Folgendes über die Anheftungsweise der Deckglocken: „Each nectophore is attached to the common stem by means of a short pedicle, a vertical triangular lamella, which arises by a broad base from the upper third of the ventral groove, and is fixed at its apex to the uppermost part of the stem.“ Nach HAECKEL sitzen also die Deckglocken mit kurzen Stielen dem vordern Stammende an; er sagt aber weiter: „the ventral grooves of each two opposite nectophores . . . . form together a cylindrical canal . . . . this axial tube, tapering towards the apex, is the hydroecial canal, which encloses the superior part of the common stem; the contracted siphosome may be partly retracted into it.“ Demnach wird der lange Schutzcanal (hydroecium), welcher von den seitlichen Falten der Decktheile sämtlicher 6 Deckglocken gebildet wird, vom Anfangsstück der Nährzone der ganzen Länge nach durchzogen; es müssten dem zu Folge die kurzen Stiele der hintern 4 Deckglocken zwischen den Anhangsgruppen dem Stamm der Nährzone (the common stem) sich anheften.

Eine derartige Anheftung nahm man zuerst auch für *Hippopodius* an, bis LEUCKART (54) nachwies, dass die Deckglocken einem eignen Stamm ansitzen (Fig. GG).

Dass wir das Gleiche auch für *Praya annectens* annehmen müssen, dazu veranlasst uns ohne weiteres die Bemerkung HAECKEL's: „The contracted siphosome may be partly retracted into it (the hydroecial canal).“ Wie wäre eine theilweise Retraction der Nährzone in den Schutzcanal möglich, wenn die eng an einander gefalzten Deckglocken auf kurzen Stielen dem gemein-

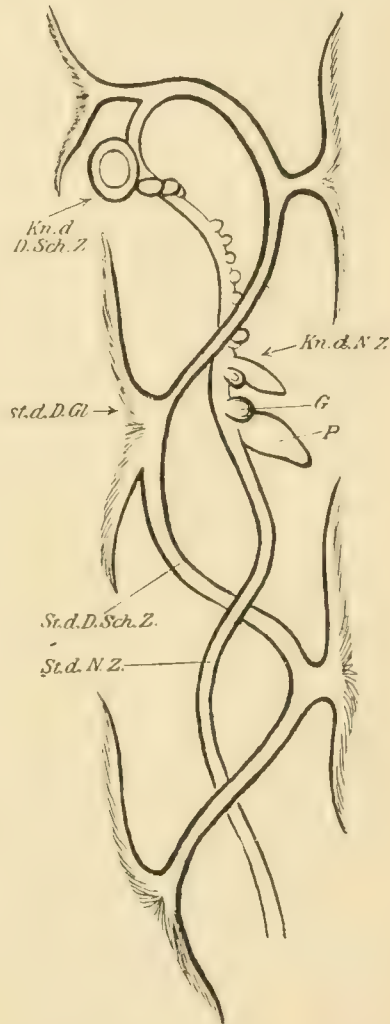


Fig. GG. *Hippopodius hippopus*, Stamm in natürlicher Lage (nach HAECKEL 88) G Gonophor, P Polyp, st. d. D. Gl Stiel der Deckglocke, Kn. d. D. Sch. Z Knospen der Deckschwimmzone, Kn. d. N. Z Knospen der Nährzone, St. etc. Stamm etc.

samen Stamm ansässen? Die Anwesenheit eines eignen Stammes für die Deckglocken bei *Praya annectens* und *Hippopodius* ergibt nun aber folgendes überraschendes Resultat. Bei beiden Formen liegt das Vorderende des Stammes nicht am Vorderende des Thieres, sondern gegen die Nährzone zurückgeschlagen, dort wo die älteste, grösste Deckglocke sich befindet. Am Vorderende des Thieres finden wir die jüngsten Deckglocken und die Knospen für weitere, neue und zugleich auch die Knospen der Nährzone; kurz wir finden jene schon oben bei andern Calycophoren gekennzeichnete Stelle, welche den Stamm in zwei Zonen scheidet, die sich nach entgegengesetzter Richtung hin entwickeln.

Dieser Befund ist von fundamentaler Bedeutung. Denn bis jetzt glaubte man immer die Physophoren von *Hippopodius*-ähnlichen Formen ableiten zu müssen, weil bei *Hippopodius* allein unter allen Calycophoren eine vielglockige Schwimmsäule, wie sie für alle Physophoren charakteristisch ist, vorhanden sein sollte. Nun liegen aber zwei höchst bedeutungsvolle Unterschiede vor. Zunächst besteht die sogenannte Schwimmzone von *Hippopodius* nicht gleich der der Physophoren — ganz abgesehen vom Mangel einer Schwimmblase — aus Schwimglocken; zweitens liegen bei *Hippopodius* die Knospungsstellen beider Zonen unmittelbar oder wenigstens ganz dicht (CLAUS) neben einander und die ältesten Deckglocken befinden sich am Vorderende des Stammes; dagegen liegt bei den Physophoren die Knospungsstelle für die Schwimmzone dicht hinter der Blase, also am Vorderende des Stammes, und wird durch sämtliche entwickelte Schwimglocken von der Knospungsstelle der Nährzone getrennt.

Diese Abschweifung vom eigentlichen Thema will ich hier mit einem kurzen Hinweis beschliessen, von welcher Stelle wir wahrscheinlich die Physophoren abzuleiten haben. Eine Deckschwimmsäule ist nur für die Prayiden unter den Calycophoren charakteristisch. Sie ist Ausdruck der überaus innigen Beziehungen der beiden Stammzonen zu einander und erweist das Schutzbedürfniss der Nährzone bei so schlechten Schwimmern, wie es die Prayiden sind. *Hippopodius* ist gewissermaassen das Extrem dieser Entwicklungsrichtung, und wir sehen dieser Form ja auch die Deckstücke an der Nährzone vollständig fehlen. Viel grössere Unabhängigkeit gewinnt die Nährzone bei den Diphyiden, da wir hier die Tendenz zur vollständigen Rückbildung des Decktheils am zweiten grossen Locomotionsorgan sowie zur theilweisen am ersten, vordersten wahrnehmen; ausserdem stellen sich Deckglocke und Schwimglocke nicht neben, sondern hinter einander

ein. So ergibt sich z. B. für *Diphyes quadrivalvis* ein Bild, das nicht allzu sehr von dem einer Physophore, etwa *Apolesia*, abweicht, wenn wir, wie unter B bereits erörtert wurde, die larvale Deckglocke der Calyphoren mit Blase und kappenförmigem Deckstück der Physophoren homologisiren dürfen. Die Deckglocke genannter *Diphyes* ist nur ein Ersatz für die ungeeignet gestaltete larvale, ein Ersatz, der natürlich bei der Schwimmblase der Physophoren nicht nothwendig wurde. Dann folgt eine Schwimglocke, die im Bau principiell vollständig mit denen der Physophoren übereinstimmt; ja bei *Diphyes quadrivalvis* finden wir sogar gelegentlich 2 oder 3, da hier ebenso wie bei *Praya* Neigung zur raschen Ausbildung von Ersatzglocken vorliegt. Nur betreffs der Verlegung der Knospungsstelle für die Schwimmzone ans Vorderende des Stammes, hinter die Deckglocke, ist eine bestimmte Neigung noch nicht wahrzunehmen; indessen war es mir aus Mangel an Material nicht möglich, zu einem sichern Urtheil zu kommen, und aus der Literatur war über diesen Punkt kein genügender Anhalt zu entnehmen.

Der Zweck dieses Excurses über den Bau von *Hippopodius* war, ein Verständniss für die Lagebeziehungen der Anhänge dieser Siphonophore zur Umgebung zu gewinnen. So müssen wir den obigen Angaben noch hinzufügen, dass auch im Zustand vollständiger Streckung der Stamm der Nährzone schraubig gedreht ist (Fig. GG). Für die Deckschwimmzone musste das von vornherein angenommen werden, da wir bereits sahen, dass alle Glocken, obgleich sie einseitig und einander eng benachbart am Stamm knospen, sich in entgegengesetzter Richtung einstellen, um am ausgiebigsten ihrer Function obliegen zu können. Nur bei schlechten Schwimmern (*Praya*, *Forskalea* und wohl auch *Angela*) treffen wir gelegentlich oder regelmässig eine andere Anordnung. Aber die innige Verbindung von Deckschwimmzone und Nährzone hat eine Verflechtung beider Stammstücke zur Folge, indem das vordere, dünnere Stück sich um das hintere aufs engste spiralig herumschlingt und hierdurch auch letzteres in seinem Verlauf beeinflusst. Es ergeben sich zwei Spiralen von gleicher Krümmungsrichtung, wenn wir die Verbindungsstelle beider Zonen als Ausgangspunkt für die Drehung annehmen, wie es, dem Wachsthum des Thieres entsprechend, geschehen muss. Dann windet sich die Nährzone in enger, flacher Spirale um eine angenommene, imaginäre Axe, und der dünne Stamm der Schwimmzone wiederum umschlingt, sich eng dem Stamm der Nährzone anlegend, diesen in einer weitem, viel stärker gekrümmten Spirale. Diese Art der Verbindung, so innig sie auch ist,

erscheint doch als die für eine möglichst freie Bewegung beider Stammstücke geeignetste, da bei entgegengesetzter Spiralwindung ein Ausweichen der an einander bei Contraction und Streckung der Nährzone vorüber gleitenden Anhänge nicht so gut vorzustellen ist.

Aus dem Gesagten ergibt sich von selbst, dass eine Bestimmung von Dorsal und Ventral bei *Hippopodius* gar nicht möglich ist. Wir sehen denn auch einen fortwährenden Wechsel in der Haltung dieser gedrungenen, schwerfällig sich bewegenden Siphonophore. Dagegen ergeben sich bei den Physophoren, denen wir ja auf Grund der vorwiegend zweireihigen Anordnung der Schwimglocken gleichfalls eine stark schraubig gewundene Schwimmzone zuschreiben müssen, bessere Anhalte als bei *Hippopodius* für die Bestimmung der Lagebeziehungen der Anhänge. Denn obgleich die Schwimmzone stets gewunden verlaufen muss, braucht Gleiches nicht für die Nährzone zu gelten, da sie sich ganz unabhängig von jener entwickelt. Die Anfangsstelle der Nährzone — oder mit gleichem Recht: das Ende der Schwimmzone — bildet den Mittelpunkt der Physophore, in dem beide Zonen zusammenstossen; eine weitere morphologische Zusammengehörigkeit als diese Aneinanderknüpfung besteht nicht. Wenn wir daher an einer vollständig entfalteten, ruhig schwimmenden *Apolemia* die Deckstückgruppen sämtlich dorsal den Stamm überdachen und Polypen, Taster, Fangfaden und Gonophorentrauben gleichfalls von der dorsalen Stammseite herabhängen sehen, so haben wir diese Haltung als ursprüngliche aufzufassen. Neben *Apolemia* jedoch dürfte keine andere Physophore zur Bestimmung des Dorsal und Ventral gleich geeignet erscheinen.

Noch weniger geeignet sind alle Cystophoren und Chondrophoren. Sie nehmen niemals eine horizontale Lage ein, da ihnen die Schwimglocken fehlen und die Nährzone senkrecht von der grossen Blase herabhängt. Wir können bei den Cystophoren nur auf Grund der Befunde an den Calycophoren, speciell an *Sphaeronectes*, die mit Anhängen versehene Stammseite als die dorsale, die anhangsfreie als die ventrale bezeichnen. Bei den Chondrophoren endlich werden die Bezeichnungen dorsal und ventral ganz bedeutungslos, da hier der Stamm ganz schwindet und die Anhänge der Nährzone sich rund um einen Mittelpunkt unter der grossen Blase anordnen.

Die Mannigfaltigkeit der Ursachen, welche eine verschiedenartige Haltung des Siphonophorenkörpers bedingen, ist nach dem Vorgetragenen eine anstaunenswerthe. Es dürfte darum vielleicht gefragt werden: Wenn die Haltung des Stammes so ungleich ist, wenn sie sogar bei den einfachen Calycophoren, selbst wenn diese sich im normalen Zu-

stand ruhiger Jagd befinden, so beträchtliche Unterschiede zeigt, dass man bei einigen Gattungen (*Sphaeronectes*, *Muggiæa*, *Enneagonum*) die Anhänge dorsal dem Stamm angeheftet beobachtet, bei *Praya*, *Diphyes* und *Abyla* indessen ventral; wenn bei den Formen mit kurzem Stamm das Mehr oder Weniger von einer Deck- oder Schwimglocke die Lage der Anhänge zu verändern vermag, bei den Formen mit langem Stamm indessen nicht; wenn wiederum bei *Praya* und *Apolemia*, trotzdem dass beide eine sehr grosse Nährzone aufweisen, die Lage der Anhänge eine entgegengesetzte ist — und andere Gründe mehr —: hat da Angesichts solcher Verschiedenheiten die Erforschung der ursprünglichen Verhältnisse und die Erkenntniss der Ursachen für Abweichungen davon eine grössere Bedeutung als eben, dass sie unsere Kenntnisse erweitert, dagegen lohnt es sich wohl, eine allerdings ziemlich willkürliche Annahme, dass nämlich die Anhänge ventral am Stamm entspringen, umzustossen, wenn für sie der Vorgang der frühern Autoren spricht und sie an praktischer Verwendbarkeit jene andere übertrifft, da wohl bei der grössern Zahl der in Frage kommenden Siphonophoren die Anhänge ventral am Stamm gelegen erscheinen? Unterliegt doch bei niedern Thieren oft die Haltung des Körpers selbst bei ein und derselben Art Schwankungen, so dass die Bezeichnungen dorsal und ventral hier nur für die anatomische Beschreibung Werth haben, nicht aber über die Haltung des Thieres Bestimmtes aussagen sollen, was ganz nebensächlich erscheinen muss. In solchem Falle scheint es doch wohl ziemlich überflüssig, eine altgewohnte Terminologie, die sich ja immerhin auch auf ein auffallendes Phänomen (Spiraldrehung bei Contraction des Stammes) stützt, zurückzuweisen zu Gunsten einer andern, die auch nur unter Verclausurirungen und Einschränkungen Geltung hat.

Ich zweifle nicht, dass solche Einwände — diese und andere — werden vorgebracht werden, und es scheint mir nöthig, sogleich hier dagegen Stellung zu nehmen. Ich muss betonen, dass ich es schon für einen eminenten Gewinn halte, wenn es überhaupt möglich ist, über eine strittige Frage durch unanfechtbare Gründe ein sicheres Urtheil zu gewinnen, selbst wenn nur Umwege zu ihm führen und es in der Praxis nicht ohne weiteres anwendbar ist. Dass dagegen eine willkürliche Annahme, selbst wenn sie durch lange Gewöhnung uns bequem wurde und wenn sie auch an praktischer Verwerthbarkeit jene andere übertrifft, dennoch sogleich fallen muss, so lange es bei naturwissenschaftlichen Untersuchungen als *conditio sine qua non* gilt, den Causalnexus verschiedener Erscheinungsweisen aufzuhellen, wobei das

Complicirte immer auf das Einfache zurückgeführt werden muss, oder, mit andern Worten, die Homogenität der Erscheinungen darzulegen. Diesem Grundsatz glaube ich aber in diesem Capitel gefolgt zu sein und glaube auch die wirklich ursprüngliche Anordnung der Anhänge am Siphonophorenstamm sowie die Ursachen für Abänderungen derselben bei den complicirtern Formen zur Genüge dargethan zu haben. Wir wissen nun, das die Knospungslinie am Stamm bei der unstreitig ursprünglichsten Siphonophore dorsal liegt; wir werden daher, im Gegensatz zur bis jetzt gebräuchlichen Bezeichnungsweise, auch bei allen andern Siphonophoren, die einen Stamm haben, von einer dorsalen Knospungslinie reden, auch wenn, dem realen Befund gemäss, die Anhänge ventral am Stamm liegen.

Ein kurzer Ueberblick über die gemachten Befunde dürfte vielleicht an dieser Stelle wünschenswerth sein. *Sphaeronectes*, die für uns als Ausgangspunkt diene, besitzt nur ein grosses Locomotionsorgan vorn am Stamm; mit dieser Einzahl der Deckglocken geht Hand in Hand die dorsale Lage der Stammgruppen. Für *Praya* gilt wie für *Hippopodius*, dass die Entwicklung eines besondern Trägers der Deckschwimmzone die Haltung des Stammes der Nährzone beeinflussen muss wegen des eigenartigen Verhältnisses beider Stammzonen zu einander. Dies offenbart sich am deutlichsten bei *Praya annectens* (*Desmophyes* HAECKEL), mit drei Deckglockenpaaren und bei *Hippopodius* mit seinen zahlreichen Deckglocken. Bei den zweiglockigen Prayen wird die dorsale Stammseite mit ihren Anhängen wegen der Torsion des Stammes bei Entwicklung der zweiten Deckglocke zur ventralen, und diese Lage wird an dem langen Stamm gesichert durch die Wanderung der Deckstücke auf die ursprünglich ventrale, secundär also dorsale Seite, welche sie durch ihr geringes specifisches Gewicht wie durch die Aufnahme eines Safttropfens im Saftbehälter dauernd zur obern machen. Häufen sich nun an der Deckschwimmzone mehrere Deckglocken an (*Praya annectens* und *Hippopodius*), so erfolgen neue Torsionen am Vorderende des Thieres, die wegen der Verflechtung der beiden Stammzonen mit einander, wie sie die nach rückwärts gewendete Wachstumsrichtung der vordern Zone bedingt, auch die ursprünglich gerade Längserstreckung der Nährzone in eine spirale umändern. Das ist für *Hippopodius* wegen des Mangels an Deckstücken und der Kürze von dessen Nährzone ohne Einschränkung gültig; bei *Praya annectens* indessen wird der weitaus grösste Theil des grossen Stammes, der nicht in die Deckschwimmzone eingeschlossen ist, die für die andern Prayiden angegebene Haltung wahren, da die Deck-

stücke sich aus physikalischen Gründen über den andern Anhängen einstellen müssen. Alle Prayen zeigen daher eine gesetzmässige Haltung des Stammes, die der von *Sphaeronectes* allerdings gerade entgegengesetzt ist. *Hippopodius* dagegen lässt, wie schon gesagt, eine gleiche Gesetzmässigkeit vermissen.

Für die Diphyiden ist gleichfalls die Zahl der Deck- und Schwimglocken für die Stammhaltung maassgebend. Denn die Länge der Nährzone ist sehr gering, und die Deckstücke gewinnen am Stamm nicht ihre völlige Ausbildung, sondern erst an den abgestossenen Eudoxien, so dass höchstens die ältesten Stammgruppen einigermaassen von der Torsion vorn am Stamm, wie sie die Entwicklung neuer Deckglocken oder Glocken bedingt, unabhängig sein dürften. Eine Ausnahme wird nur die grosse *Diphyes quadrivalvis* machen, deren Gruppen sessil bleiben. Hier dürfte selbst bei einer Anhäufung von 3 oder 4 grossen Locomotionsapparaten am Stammvorderende, auch trotz des Mangels eines Saftbehälters in den Deckstücken, diesen letztern die secundär dorsale, den übrigen Anhängen die secundär ventrale Lage, wie bei *Praya*, gesichert sein. Am auffallendsten bezeugen die einglockigen Diphyiden die Bedeutung der Glockenzahl für die Stammhaltung. Denn während bei *Diphyes appendiculata* z. B. und am aller auffälligsten bei *Abyla* (wo ja die Deckstücke auch nach ihrer Wanderung die gleiche Stammseite wie die andern Gruppenanhänge wahren) die ursprünglich dorsale Seite zur ventralen wurde, erhalten sich bei *Muggiaea* und wohl auch bei *Enneagonum* die ursprünglichen, von *Sphaeronectes* bekannten Lageverhältnisse. — Von den Physophoren ist hier nur zu erwähnen, dass auch bei dieser Gruppe die ursprünglichste Gattung (*Apolemia*) die Stammgruppen dorsal am Stamm gelegen zeigt. (Das Weitere hierüber bringt Mittheilung III.)

Zum Schluss müssen wir noch auf die Ursache der spiralen Contraction des Siphonophorenstammes eingehen. Diese ist ganz allein in der Art der Vertheilung der Anhänge am Stamm zu suchen. Wo die Anhänge ihre ursprüngliche Lage an der Knospungslinie wahren, wie bei *Sphaeronectes*, contrahirt sich auch der Stamm nicht spiral, und selbst wenn die Deckstücke der letzten, ältesten Gruppen eine den übrigen Anhängen opponirte Stellung gewinnen sollten — was ich aus Mangel an Material weder verneinen noch bestätigen kann — dürfte das ohne Einfluss auf die Contraction sein. Bei *Praya* ergibt sich aus der Wanderung der Deckstücke auf die ventrale Stammseite ein Anstoss zur spiralen Contraction, vor allem da die Wanderung am

Anfangstheil eines sehr langen Stammes stattfindet; auch für die Diphyiden kann das Uebergreifen des Deckstücks über die ventrale Seite den gleichen Einfluss haben. Wir sehen denn auch contrahirte Prayen, besonders *Praya plicata*, und auch die grosse *Diphyes quadri-valvis* im contrahirten Zustand stark spiral gewunden; indessen lehrt eine genaue Betrachtung, dass die Spiralrichtung sich vielfach widerspricht, dass hier ein Theil der Nährsäule rechts, der andere links spiral, ein dritter gar nicht spiral contrahirt ist. Bei den kleinen Abylen und bei *Diphyes appendiculata* ist an contrahirten Exemplaren meist von Spiralwindung überhaupt nichts wahrzunehmen.

Bei *Hippopodius* wird selbstverständlich die auch am gestreckten Thier durch die eigenartige Verflechtung beider Zonen bedingte Spiraldrehung der Nährzone sich bei der Contraction noch steigern; bei *Apolemia* beobachten wir wieder eine höchst unregelmässige Lagerung der Gruppen an contrahirten Individuen. Auf das Verhalten der übrigen Siphonophoren kann ich in dieser Mittheilung nicht eingehen, da es zuvor einer genauen Darlegung ihres Baues bedarf.

## Theil II.

### Phylogenie der Siphonophoren.

Die Ergebnisse des ersten Theils lassen sich, wie folgt, kurz zusammenfassen. Unter A sahen wir, dass sämtliche Anhänge des Siphonophorenstammes sich auf vier Typen zurückführen lassen, von denen einer medusoiden Bau — die Schwimmstücke —, dagegen die andern drei polypoiden Bau — Deck-, Fang- und Nährstücke — aufweisen. Der Stamm und sämtliche Aeste desselben, welche die einzelnen Anhänge tragen, mussten als ein gemeinsames Sprossungsproduct aller Anhänge gedeutet werden. Abschnitt B zeigte die genannten Arten von Anhängen bereits an der jungen Larve, sowie sie aus der Planula hervorgeht, ausgebildet, und wir erkannten eine typische — allerdings secundär oft stark modificirte — Siphonophorenlarve, an der vorn das Schwimmstück, hinten das Nährstück und zwischen beiden dorsalwärts — wie wir nun sagen dürfen — zunächst das Deckstück, darauf folgend das Fangstück angebracht ist. Abschnitt C belehrte über die Anordnung der Anhänge am ausgebildeten Thier. Die einfach gebauten, ursprünglichen Siphonophoren, die Calycophoren (die übrigen sind an dieser Stelle, weil von

den Calycophoren ableitbar, auszuschalten), lassen am Stamm zwei Zonen unterscheiden, die sich vom Verbindungspunkt, von der Knospungsstelle aus, nach entgegengesetzten Richtungen entwickeln. Die Deckschwimmzone, welche entweder nur eine oder mehrere Deckglocken oder eine vordere Deckglocke und eine hintere Schwimmglocke trägt, wächst nach vorn zu; die Nährzone, an der sich regelmässig die fast stets aus vier Theilen bestehenden Anhangsgruppen anordnen, wächst nach hinten aus. Die Deckschwimmzone erfährt, sobald die Zahl ihrer Anhänge 1 übersteigt, eine deutliche Spiraldrehung, derart, dass zwischen je zwei opponirten Anhängen der Stamm sich um  $180^{\circ}$  um seine Axe dreht; die Nährzone ist normaler Weise gestreckt, und nur durch Verlagerungen der Deckstücke wird eine allerdings unregelmässige Spiraldrehung des Stammes bei der Contraction angebahnt. Die Anhänge der vordern Zone entwickeln sich einzeln (eine Deckglocke als ein Anhang aufgefasst) dicht hinter einander an der dorsalen Stammseite; ebenso entstehen die Anhänge der hintern Zone dorsal, aber immer zu je vier in unmittelbarer Nachbarschaft aus zwei Knospen, deren vordere, später entstehende, Gonophor und Deckstück, deren hintere, zuerst entstehende, Fangfaden und Polyp liefert. Die Reihenfolge aller vier Anhänge gestaltet sich übereinstimmend mit der an der Larve beobachteten: Gonophor, Deckstück, Fangfaden, Polyp.

Auf Grund dieser Befunde sollen nun die bislang aufgestellten Theorien über die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren einer Kritik unterzogen werden, und zum Schluss beabsichtige ich, meine eigne Auffassung vorzutragen.

### A. Fremde Theorien.

VOGT (54) erwähnt p. 129 LESUEUR (13) als Ersten, welcher durch die auffallende Aehnlichkeit der Siphonophorentheile mit Hydroidpersonen zu einem Vergleich beider veranlasst wurde und von der Stocknatur einer *Apolemia uvaria* (bei ihm *Stephanomia uvaria*) sprach. Mir sind leider LESUEUR's Schriften nicht zugänglich gewesen. Die Ansicht fand keinen Beifall, denn LAMARCK (16), CUVIER (17) und ESCHSCHOLTZ (29), diese ausserordentlichen Systematiker, betrachteten die Siphonophoren als einfache Thiere. Die ausgezeichnete Definition des Letztern, der die Siphonophoren gleichwerthig neben die Ctenophoren und Discophoren stellte und von dem auch der Name gegeben wurde, lautet: „Keine centrale Verdauungshöhle, sondern einzelne Saugröhren. Schwimmorgane sind entweder besondere Höhlen oder

mit Luft gefüllte Blasen, oft beide zugleich.“ Man kann nicht leicht kürzer und treffender die wesentlichen Eigenschaften des complicirten Baues hervorheben, ohne dabei durch Vergleich der Thiere mit andern Cölenteraten, etwa mit Hydroidstöcken (siehe CLAUS: Lehrbuch) sofort einseitig Stellung zu nehmen. ESCHSCHOLTZ legte hauptsächlich Gewicht auf den Eindruck, welchen die ganze Siphonophore macht, der ja allerdings zumeist nicht an eine Colonie, sondern an ein zwar vieltheiliges, aber mit allen seinen Theilen als geschlossene Einheit sich repräsentirendes Thier gemahnt. Eine *Sphaeronectes*, *Diphyes* und *Abyla*, weniger die Prayen und die grosse Menge der Physophoren, am meisten aber die Chondrophoren erscheinen, im Meer und in Bewegung gesehen, als reich ausgestattete Individualitäten, nicht als Thierstöcke; ein Vergleich mit Medusen, wie ihn ESCHSCHOLTZ im Auge hatte, liegt daher viel näher als mit den Colonien der Hydroidpolypen. Wir dürfen uns deshalb nicht wundern, dass immer und immer wieder der Gedanke, die Siphonophoren als einfache Thiere aufzufassen, in der Literatur wiederkehrt, trotzdem in überzeugender Weise die Personennatur einzelner Anhänge dargethan wurde. Es handelt sich um einen Gegenstreit subjectiv = lebhafter Empfindung und objectiv = nüchterner Betrachtung, von denen erstere die physiologische Einheitlichkeit des Siphonophorenorganismus auch aus der Morphologie begründen möchte, während unbeeinflusste, ruhige Untersuchung sich bei den factischen Befunden genügen lässt. Indessen ist der Eindruck, welchen wir bei Betrachtung des ganz frei sich bewegenden Thieres gewinnen und der zunächst nur dem physiologischen Verhalten Rechnung trägt, doch stärker begründet, als die Zergliederung und vergleichende Untersuchung es nahe legen, und es sollen im Schlusscapitel darauf bezügliche Gründe angeführt werden.

Aus ESCHSCHOLTZ' ausgezeichnete Arbeit sei hier noch die Diagnose der ersten der drei von ihm aufgestellten Gruppen erwähnt, da sie geeignet ist, die von mir in Theil I unter A ausgeführte Unterscheidung der Locomotionsapparate der Calycophoren in Deckglocken und Schwimmglocken zu stützen. Es heisst auf p. 122: „1) *Diphyidae*: Der weiche Leib ist mit seinem einen Ende an einen knorpligen Körper angewachsen und besitzt ein zweites Thierstück mit einer Schwimmhöhle.“ Nun stellt ESCHSCHOLTZ unter die Diphyiden zwar auch die Eudoxien, bei denen ja der vordere „knorplige“ Körper nichts als ein Deckstück ist; aber, obwohl er auch von der Anwesenheit einer Schwimmhöhle im vordern Körper bei den echten Diphyiden wusste, so verglich er diesen dennoch nicht wie die spätern

Forscher mit dem zweiten Thierstück, einer typischen Schwimmglocke, sondern unterschied ihn davon als „Saugröhrenstück“, weil er „stets eine Vertiefung oder eine Höhle hat, in welche er einen Theil des Schwimmhöhlenstücks (zweite Glocke) aufnimmt“ und weil „hier auch die Verdauungsorgane anzutreffen sind“ (p. 123). Er legte also besonderes Gewicht auf die Schutzleistung des ersten Thierstückes gegen die übrigen Stücke und erkannte somit richtig den wesentlichsten Unterschied der Calyphoren gegen die Physophoren, der in der Ausbildung einer Deckschwimmzone bei erstern, einer einfachen Schwimmzone bei letztern zu suchen ist. Dass die Diphyiden, als Vorläufer der Physophoren, den Calyphoren-Typus nicht ganz so rein darstellen wie die Prayiden, konnte ihm nicht bekannt sein, da er *Sphaeronectes* und *Hippopodius* gar nicht und von *Praya* nur eine isolirte Deckglocke nach Zeichnungen von QUOY u. GAIMARD kannte, die er noch dazu nicht zu deuten wusste.

Als der erste Nachfolger LESUEUR's ist MILNE-EDWARDS (41) zu erwähnen. Er konnte sich bei Untersuchung der *Forskalea contorta* (bei ihm *Stephanomia contorta*) p. 228—229 der Ansicht nicht enthalten, dass möglicher Weise die Anhänge als Polypen an einem gemeinsamen Stamm anzusehen seien, „que ces corps (Stephanomies) résultent d'un grand nombre d'individus, réunis à la manière des Polypes, sur une tige commune“, und er vergleicht daher die *Forskalea* mit andern „animaux agrégés“, z. B. mit den Pennatuliden. — In überzeugender Weise wurde die Gleichheit der Siphonophorentheile mit Hydroidindividuen aber erst von LEUCKART dargelegt. Während 1848 SIEBOLD noch in seinem Lehrbuch p. 55—56 unter den Acalephen, der zweiten Classe der Zoophyten, die erste Ordnung Siphonophora unter dem Einfluss von ESCHSCHOLTZ als Röhrenquallen, welche durch mehrfache Saugröhren Nahrung aufnehmen und sich meist durch knorplige Schwimmhöhlen fortbewegen, charakterisirt, erklärten im gleichen Jahr LEUCKART und VOGT sie für Polypenstöcke, letzterer jedoch mit allem Vorbehalt, da er noch 51, p. 138 es nicht als sicher festgestellt ansieht, ob die Siphonophoren einfache Thiere oder Stöcke sind. LEUCKART (51) dagegen führt den Vergleich mit den Hydroidstöcken in ausführlichster Weise durch und kommt p. 206 schon so weit, die Siphonophoren als Colonien polymorpher Individuen zu bezeichnen.

Von dieser 1853 und 54 noch weiter ausgebauten Theorie, welche von den deutschen Forschern allgemein angenommen wurde und im weitern ausführlich dargelegt werden soll, unterscheidet sich wesentlich die von HUXLEY (49 und 59), welche in England und Amerika

die herrschende wurde, die Vorläuferin der Medusentheorie. Auch HUXLEY sieht im Siphonophorenorganismus eine Vielheit; da er aber die einzelnen Stücke desselben zumeist den Theilen einer Meduse vergleicht, also z. B. die Schwimmglocken der Scheibe, die Polypen dem Magen (der wiederum einem Hydroidpolypen entspricht), die Fangfäden den Randtentakeln, so kann bei ihm von einer Colonie gleichwerthiger Individuen nicht die Rede sein; die Siphonophore stellt vielmehr nach ihm eine Vereinigung von selbständigen Polypen und Medusen (Genitalglocken) und von Medusentheilen dar, welche letztere hervorgingen durch Wiederholung und weitgehende Verlagerung verschiedenartiger Organe, ohne dass jedoch für die Herausbildung derartiger complicirter Verhältnisse eine Erklärung versucht worden wäre. LOUIS AGASSIZ (62) schloss sich HUXLEY in der Deutung der Anhänge durchaus an, und ALEXANDER AGASSIZ (65) vervollständigte die HUXLEY'sche Auffassung noch in seinem Catalogue of the North-American Acalephae auf p. 212, indem er direct von der Zusammengehörigkeit einiger Siphonophorentheile zu medusoiden Individuen sprach. Er sagte: „I must preface by saying that the tentacles, the Polyp, and the scale are not so many independent individuals, but that these three together form one individual, the Medusa.“ Alle drei Forscher stellen die Siphonophoren nicht gleich den meisten deutschen Forschern als besondere Abtheilung auf, sondern reihen ihre Gruppen denen der Hydroiden gleichwerthig an unter ausschliesslicher Berücksichtigung der von ihnen stark verkannten Morphologie. LOUIS AGASSIZ nennt den Titel Siphonophoren überhaupt nicht, sondern fügt den Ordnungen der Hydroiden noch folgende 4 an, die je nach dem Vorwiegen der mehr an eine Meduse gemahnenden Theile (Glocken) oder der polypenähnlichen (Magenschläuche, Taster, Fangfäden) abgegrenzt sind: 1) die *Porpitae*, wo an einem primären Polyp, der viele Tentakel trägt und seine Individualität wahrt (!), die Gemeinschaft, d. s. die Nebenpolypen sprossen; 2) *Physaliae* mit zu ungeheuren Dimensionen anwachsendem ersten Polyp (!), der seine Individualität verliert und zum Schwimmapparat der ganzen Gemeinschaft zahlreicher, an einer Seite hervorsprossender Nebenpolypen wird; 3) *Physophorae*, wo an einem langen, tentakeltragenden, am aboralen Ende mit einer Luftblase versehenen Polyp sterile, sessile Medusen und zwei Arten von Polypen sprossen; 4) *Diphyia*, deren Gemeinschaft aus zwei sterilen, magenlosen Medusen und von diesen aus sich entwickelnden Gruppen mit je einem Polyp und einer Geschlechtsglocke (*Eudoxia* oder *Cuboides*) besteht. — Ich habe diese Eintheilung hier nur angeführt, weil man sofort daraus erkennt, wie

willkürlich die Begriffe Individuum und Gemeinschaft gebraucht wurden, wie sehr eine äusserliche Aehnlichkeit zu unberechtigten Vergleichen und Deutungen Anlass gab; daher ist erst METSCHNIKOFF (71) als der eigentliche Begründer der Medusentheorie anzusehen.

LEUCKART wies in seinen Schriften aus den Jahren 1853 und 54 ausführlich und mit Sicherheit die Gleichwerthigkeit vieler Siphonophorentheile, so besonders der Glocken (mit Ausschluss der Blase), der Deckstücke und der Schläuche, mit den Medusen und Polypen der Hydroiden nach, um so mehr als er auch in Meduse und Polyp dieselbe Grundlage des Baues, die später von CLAUS weiter aufgedeckt wurde, erkannte. Als wichtigsten Beweisgrund, vor allem auch um den Vergleich einer freischwimmenden Stammgruppe (Eudoxie) mit einer Meduse zu bekämpfen, betrachtete er neben den anatomischen Befunden die Entwicklung jedes Thierstücks aus einer besondern Knospe; ihm galt als Individuum alles, was aus einer besondern Anlage hervorgeht. Als zweites Kriterium für die Selbständigkeit von Glocken, Deckstücken und Schläuchen betonte er den Mangel eines Nachweises für Organdislocationen, welche von den Anhängern der Medusentheorie zumeist stillschweigend vorausgesetzt wurden. Obgleich nun LEUCKART, durch solche Gründe bewogen, in den Siphonophoren Stöcke von Polypomedusen sah und von ihnen sagt, dass „alles, was am Siphonophorenkörper sprosst und keimt, die morphologische Bedeutung eines Individuums besitze“, so nannte er doch, durch das von ihm nachgewiesene Princip der Arbeitstheilung bestärkt, in functioneller Beziehung diese Individuen Organe und die ganze Siphonophore ein Individuum. Er trug dem Eindruck voller Einheitlichkeit Rechnung (siehe oben), den z. B. eine pfeilschnell durch das Wasser schiessende *Diphyes* und noch mehr eine *Athorybia* oder gar eine *Verella* macht, und wurde durch ihn veranlasst, die Siphonophoren von den Hydroiden abzusondern und, gleich ESCHSCHOLTZ, sie als selbständige Ordnung<sup>1)</sup> aufzustellen. Sein Gedankengang darf etwa mit folgenden Worten wiedergegeben werden: Die freischwimmende Lebensweise führte bei den Siphonophoren, im Gegensatz zu den festsitzenden Hydroidstöcken (den Hydractinien

1) In neuester Zeit führt R. HERTWIG in seinem Lehrbuch der Zoologie die Siphonophoren insgesamt gleichwerthig neben den Ordnungen der Hydroiden, also neben den Hydrarien, den Hydrocorallinen, den Trachymedusen etc. auf. Bei der grossen Verschiedenheit der einzelnen Hauptgruppen der Siphonophoren ist eine derartige Einreihung letzterer ins System noch viel weniger haltbar als die der englisch-amerikanischen Forscher.

z. B.), zu einer vollkommenen Unterordnung der Arbeitsleistungen jedes Theiles unter die allgemeinen Interessen; alle Siphonophorenarten, so grosse Differenzen auch sonst zwischen ihnen vorliegen mögen, harmoniren in dieser Hinsicht unter einander, während bei keinem Hydroidenstock eine gleiche Einheitlichkeit auch nur annähernd erreicht wird.

HAECKEL's Deutungen seiner 1869 gemachten Befunde dienen einer Verschmelzung der Auffassungen LEUCKART's und der von HUXLEY und AGASSIZ, indem die Siphonophorenlarve als einzelne Meduse, das ausgebildete Thier aber als echter Hydroidstock hingestellt wurde. Wir begegnen wieder willkürlichen Deutungen der einzelnen Anhänge. Während das kappenförmige Deckstück dem Medusenschirm, der Polyp dem Magen, der Fangfaden den Randtentakeln verglichen und die Luftblase nur als Magentheil bezeichnet wurde, sollten alle später sprossenden Anhänge echte Hydroidpersonen sein, die am Stamm, dem Larvenmagen, hervorknospen. — Wie unmöglich ein derartige Auffassung sei, wies METSCHNIKOFF (74) sogleich in der Einleitung seiner embryologischen Untersuchungen nach. Da die Theile des fertigen Thieres den Theilen der Larve entsprächen, so könnten sie bei Gleichstellung der Larve mit einer Meduse nicht selbst als Medusen aufgefasst werden. Er sagt drastisch, HAECKEL will das LEUCKART'sche Gebäude, den Vergleich der Siphonophore mit einem Hydroidenstock beibehalten, ihm aber die natürliche Basis, welche in der Ableitung aus einer Polypenlarve gesehen werden muss, rauben und eine fremde, organisch nicht hergehörige dafür unterschieben. METSCHNIKOFF selbst sieht in der Larve gleichfalls eine Meduse, in allen Neubildungen aber nur Wiederholungen einzelner Organe, des Schirms oder des Magens oder der Tentakel, nicht aber der Larve gleichwerthige Personen, da keine einzige, ausser den Geschlechtsknospen, die völlige Ausbildung einer Meduse gewinne. In consequenter Durchführung dieser Ansicht erkannte er daher auch in einer Siphonophore nicht eine Individuenkette, sondern eine einzige, absonderlich gestaltete Meduse. Dem Vergleich der Larve mit einem Polypen, wie LEUCKART es will, widerstreite die gleichzeitige Anlage von Polyp und Schwimmblase, in welcher letzterer er eine umgestülpte Medusenscheibe sieht, selbst bei der einfachsten Siphonophorenlarve, bei der von *Agalmopsis bijuga* (*Halistemma pictum*). Die Anlage des kappenförmigen Deckstücks der *Agalma*-Larve neben der Blase erklärt er als eine frühzeitige Verdoppelung des bei den Medusen einfachen Schirms.

Aus seiner russisch geschriebenen Arbeit von 71 führe ich nach

KOROTNEFF (84) p. 269 und LEUCKART's Jahresbericht 72 Einiges zur nähern Erläuterung seiner Theorie, welche die Siphonophoren von Sarsien-ähnlichen Medusen ableitet, an. Er beobachtete bei einer Meduse (*Dipurena*) am Magen einen vollständig entwickelten Tentakel und glaubt diese Anomalie bei den Siphonophoren verallgemeinert; sehr nahe verwandt scheint ihm die Jugendform der *Velella* (*Rataria*) mit *Eucope polygastrica*, die eine Anzahl accessorischer Magen, daran Medusen von abweichender Form knospen, treibt; die *Physophora* könne man einer *Sarsia* mit stielartig ausgewachsenem, von Medusenknospen bedecktem Magen vergleichen, deren Schirm als Luftsack umgeschlagen sei; in den sich ablösenden und frei schwimmenden Stammgruppen der Calycophoren, den Eudoxien, sieht er direct Medusen. — Zu letzterer Ansicht kam 1871 unabhängig auch P. E. MÜLLER, welcher die Eudoxienbildung von *Diphyes sieboldi* und *Abyla pentagona* studirte. Nach ihm sind die Eudoxien durchaus gleichwerthig einer knospenbildenden *Sarsia*, ohne dass er jedoch für die auffällige Verlagerung des Magenschlauchs von der Subumbrella der Schwimmglocke auf die Aussenseite des Schirms irgend einen Beweis erbracht hätte. Die vier Knospen einer Eudoxie für Glocke, Deckstück, Magen und Fangfaden erklärt er als eine einzige mit auseinandergelegten Anlagen. Auch die ganze *Diphyes* sei einer Meduse mit langem, knospentragendem Magen homolog, wobei die grossen Schwimmglocken als Neuanlagen, die Umgebung des Saftbehälters als Schirm bezeichnet werden. MÜLLER ist demnach der Einzige, welcher den Decktheil der Deckglocken mit einem bestimmten Organ vergleicht und von dem Schwimmtheil unterscheidet; dass ich indessen dem Vergleich nicht beistimmen kann, ergibt sich aus meiner Deutung des Saftbehälterbezirks als Deckstück, also als selbständige Person.

LEUCKART äussert in den Jahresberichten 72 und 75 gegen die Ideen beider Forscher die gewichtigsten Einwände. Vor allem findet er 75, p. 457 u. a. in den METSCHNIKOFF'schen embryologischen Befunden keinen Beweis gegen seine Theorie des Polymorphismus, da ja bei *Agalmopsis bijuga* (*Stephanomia pictum*) die Larve sich nur in Polyp und Schwimmblase umbilde und letztere sehr viel eher als umgebildete Polypenfusscheibe denn als umgeschlagener Medusenschirm aufgefasst werden könne. Ein Umschlagen des Schirms sei noch bei keiner Meduse beobachtet, dagegen fänden sich an den Fusscheiben mancher Polypen Drüsenzellen, die man wohl mit den luftabscheidenden in der Blase vergleichen dürfe. So wäre also die Siphonophorenlarve im einfachsten Falle ein Polyp, an dem nach und nach durch Kno-

spung die übrigen Individuen des Stocks entstehen; im gleichzeitigen Auftreten des kappenförmigen Deckstücks sowie des ersten Fangfadens neben dem Magenschlauch an der Larve sah LEUCKART nur eine cänogenetische Verschiebung der ersten Sprossungen auf das embryonale Stadium, wie ähnliches z. B. von BUSCH (51) für *Chrysaora* beschrieben wurde. Vom gleichen Gesichtspunkt aus hält er daher auch, der complicirten Larve wegen, die Calycephoren nicht für die Ausgangsformen der Siphonophoren, sondern für abgezweigte, besondern Verhältnissen angepasste Arten. Die einmal beobachtete anormale Tentakelverlagerung bei *Dipurena* vom Schirmrand an die Magenbasis könne mit viel geringerer Wahrscheinlichkeit als Ausgang für die auffallende Stellung des Fangfadens bei den Siphonophoren erachtet werden als die zerstreute Anordnung der Tentakel, wie sie bei den Claviden Regel ist (72). Wie unberechtigt sei es, weiterhin die oft so rückgebildeten Geschlechtsknospen als Medusen zu bezeichnen, dagegen nicht die nur des Magens entbehrenden, manchmal sogar mit Augenflecken und Tentakelrudimenten (*Praya medusa* METSCH.) ausgestatteten Schwimglocken (75). Wolle man wirklich Schwimglocke, Magenschlauch und Fangfaden beliebiger Siphonophoren oder ganze Eudoxien den Medusen gleichstellen, so bleibe durchaus unaufgeklärt, auf welche Weise der Magen von der Innenseite des Schirms auf die Aussenseite gelangte. Die Annahme MÜLLER's, dass die vier Eudoxienknospen einer auseinandergelegten Knospe entsprächen, sei völlig willkürlich, da aus solcher Teilknospe z. B. auch eine Geschlechtsknospe hervorgänge, die sonst ja allein einer Meduse gleichgestellt werde.

Diesen Ausführungen konnten die spätern Vertreter der Polymorphismustheorie nur wenig zufügen. CLAUS wies 78 METSCHNIKOFF nach, dass auch für seine Auffassung die Stocknatur der Siphonophoren und der Polymorphismus der einzelnen morphologischen Individuen erwiesen sei, „denn wenn die in Vergleich gestellten Gemmen am Magenstiel der *Sarsia* zu neuen Medusen sich gestalten, morphologisch also Anlagen von Individuen sind, so gilt Gleiches auch für die sprossenden Siphonophorenanhänge“. Diese würden in den Genitalglocken einer *Veleva* z. B. die volle Medusenform erlangen, in den Mägen, Tastern, Glocken, Deckstücken aber reducirte Medusen darstellen; für derlei Formverschiedenheiten böte der Polymorphismus der Hydactinien sowie die directe Ableitung der Meduse aus einem Polypen bei der Ephyrabildung an Scyphistomen Erklärung genug, so dass die Theile der Siphonophoren theils als polypoide und theils als medusoide

Individuen im Sinne LEUCKART's und alle selbst wieder als gleichwerthig unter einander zu bezeichnen sind. Durch Nachweis dieser Homologien würde demnach METSCHNIKOFF's Theorie von der Verlagerung und Vervielfältigung der einzelnen Medusenorgane hinfällig.

So sehr erst CLAUS (63) LEUCKART's Kriterien beigestimmt hatte, so musste er doch später eines derselben zurückweisen, nach dem als Individuum alles das zu bezeichnen sei, was aus besonderer Anlage hervorgehe. Denn nach diesem Gesichtspunkt müsse der Nesselknopf am Fangfaden ebenso gut ein Individuum sein wie der Fangfaden selbst, weil beide in übereinstimmender Weise als gesonderte, schlauchförmige Vorstülpungen von Ektoderm und Entoderm sich darstellen. Man muss sich diesem Einwand durchaus anschliessen. Was giebt uns z. B. bei den Hydroidpolypen sichern Beweis für die Organnatur der Mundtentakel? Die Antwort ist: deren enge Beziehungen zum Polypenmund sowie ihre einfache Ausbildung; nicht herbeizuziehen aber ist die Art der Anlage, denn darin stimmen sie mit seitlich knospenden Polypen überein. Sehen wir nun die Tentakel über den Körper des Polypen sich verstreuen wie bei den Claviden und z. Th. ihre Beziehungen zum Mund verlieren, ausserdem zwischen den Tentakeln Polypen sprossen, so fällt auch das aus Lage und Verhalten geschöpfte Kriterium hinweg, und selbst das zweite, die Ausbildung betreffende, wird unstichhaltig, wenn gelegentlich zwischen den Tentakeln abweichende, mundlose Gebilde auftreten, von denen beim besten Willen sich nicht sicher angeben lässt, ob sie vergrösserte Tentakel oder rudimentäre Polypen sind. Die Werthbestimmung der Theile liegt bei den Hydroidstöcken noch sehr im Argen. Nach LEUCKART's Kriterium müsste auch, wie CLAUS treffend sagt, jeder Tentakel einer Meduse als Individuum aufgefasst werden. Wir thun daher gut, als Beweis für die Individualität der Siphonophorenthteile nur die vergleichende Morphologie des ausgewachsenen Thieres heranzuziehen. Auch unsere Befunde an den Larven, hinsichtlich der Deutung der Larve selbst, gewinnen nur deshalb Beweiskraft, weil wir die Beziehungen der Larventheile zu denen des fertigen Thieres kennen.

Die unleugbaren Schwierigkeiten, welche aus der complicirten Beschaffenheit der Larven für die Polymorphismustheorie sich ergeben, sucht CLAUS (83) auf andere Weise als LEUCKART zu beseitigen. Er sagt zunächst p. 9: „Die Thatsache, dass auch bei den feststehenden Hydroidstöckchen der Tubularidengruppe, insbesondere bei den Hydractiniden, ein ausgesprochener Polymorphismus auftritt, unterstützt die Auffassung LEUCKART's, bei deren Annahme freilich der phylogenetische Process,

durch welchen ein festsitzender Polypenstock zu einem frei beweglichen geworden ist, nicht so leicht abzuleiten sein dürfte, während der Umgestaltungsvorgang einer knospenden Meduse, wie der *Sarsia prolifera*, zu einer polymorphen Siphonophore erklärlicher erscheint. Indessen bereitet im letztern Falle wiederum die vorausgesetzte Dislocation bestimmter Medusentheile bedeutende Schwierigkeiten.“ Er nimmt nun p. 10 an, dass eine Polypenlarve — ähnlich vielleicht der von *Hydractinia* oder *Podocoryne* — an der Fixirung behindert wurde und dass dabei sich aus dem, am aboralen Pol angehäuften Zellenmaterial eine Knospungszone entwickelte, an der, ohne dass Stamm oder Stolonien entstanden, Polypen und Medusen hervorsprossen konnten. Die eine Knospe sollte zum Fangfaden, eine andere zum Geschlechtsthier u. s. w. sich ausgebildet haben, bis endlich die jetzt lebenden Calyphoren sich ergaben, aus denen wieder durch fortschreitende Differenzirung die übrigen Gruppen hervorgingen. Es würden somit die Siphonophorenlarven die Ausgangsform für die ganze Gruppe wiederholen und daher, gemäss HAECKEL's biogenetischem Grundgesetz, besondere Bedeutung für die Erkenntniss der paläontologischen Entwicklung der Siphonophoren gewinnen. Der complicirte Larvenbau würde nicht mehr auffallen und ebenso wenig die Locomotionsfähigkeit der ausgewachsenen Thiere, die bei Ableitung von festsitzenden Polypenstöcken kaum verständlich erscheint.

Die für die Calyphoren „charakteristische Entwicklungsweise, nach welcher am Larvenleib zuerst die Schwimmglocke, später Polyp und Fangfaden gebildet wird“, hält CLAUS nicht „für die ursprüngliche oder dieser zunächst stehende“. „Wollte man diesen Schluss ziehen“, so fährt er fort, „so würde die von uns versuchte Auffassung überhaupt unmöglich werden und eine abnorm gestaltete Meduse mit dislocirtem Magenschlauch und Fangfaden als Stammform der Siphonophoren zu betrachten sein. Vielmehr erscheint für die Ontogenie der Diphyiden die Annahme einer secundär eingetretenen Verschiebung in der zeitlichen Folge der Entwicklungsvorgänge um so weniger bedenklich, als wir innerhalb der Physophoridengruppe bei den nächst verwandten Gattungen eine so überraschende Verschiedenheit der sich entwickelnden Theile der Larve beobachten.“

Aber auch die von CLAUS vertretene Anschauung über die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren löst die Schwierigkeiten nicht. Selbstverständlich ist die complicirte Siphonophorenlarve von der einfachen der Hydroidpolypen abzuleiten, wenn wir, wie es hier vertreten wird, die Siphonophoren selbst von den Hydroidpolypen ableiten.

Wir dürfen wohl auch mit CLAUS annehmen, dass durch Entwicklung einer Knospungszone am aboralen Pol der Hydroidenlarve die eigenthümlichen Verhältnisse der abgeleiteten Form angebahnt wurden. Diese nothwendige Beziehung beweist aber nicht das Geringste für die paläontologische Entwicklung der Siphonophoren. Wir hätten wohl ein Verständniss der Larve, nicht aber der fertigen Siphonophore gewonnen. Wie können wir phylogenetische Beziehungen zwischen einer *Praya* z. B. und ihrer Larve erkennen? Ich nenne mit Absicht eine *Praya* als eine der einfachsten Siphonophoren, und doch bedenke man, welcher Riesenunterschied zwischen dieser und einer Polypenlarve, an deren aboralem Ende sich eine Knospungszone ausbildet! Wer sich dessen bewusst ist, der muss vorbereitende Thierformen für die *Praya* selbst, nicht bloss für deren Larve fordern. LEUCKART erkannte solche in den festsitzenden Polypenstöcken, wenn er uns freilich auch nicht darüber Aufschluss gab, wie die Umbildung, Ablösung und Locomotion derselben sich ergeben haben mochte. METSCHNIKOFF und HAECKEL dachten an eine *Sarsia prolifera*, die allerdings bei oberflächlicher Betrachtung manches mit einer Siphonophore gemein hat. CLAUS beraubt sich jeglicher solcher Stützen, denn, indem er die Siphonophoren aus Polypenlarven, die am Festsitzen verhindert wurden, hervorgehen lässt, giebt er eben an, dass die Organisation des Polypenstockes, zu dem die Larve gehörte, ohne Bedeutung für die Entwicklung der neuen Thierform war. Wir kennen nun zwar Thierformen, die von Larven abzuleiten sind, wie z. B. *Athorybia* von der *Stephanomia*-Larve, aber in diesem Fall bleibt eben die neue Form auf dem Larvenstadium stehen, die Larve wurde unter unwesentlichen Veränderungen geschlechtsreif; nicht aber entwickelt sich ein Drittes, das weder mit der Larve noch mit dem Mutterthier Uebereinstimmung zeigt. So wären die complicirtesten aller Thiere, die Siphonophoren, gewissermaassen neue Schöpfungen, was noch verwunderlicher erscheinen müsste, als wenn Polychäten wirklich aus *Trochophora*-ähnlichen Formen ihren Ursprung genommen hätten.

Doch schon die nähere Betrachtung der Siphonophorenlarven beweist sogar, dass wir in ihnen nicht das von CLAUS geschilderte Ausgangsstadium recapitulirt finden können. Alle Siphonophorenlarven verrathen eine weit complicirtere Organisation, als sie allein durch Auftreten einer Knospungszone am aboralen Pol beliebiger Polypenlarven bedingt wäre. Nach den in Theil I unter B gemachten Befunden ist es ganz ausgeschlossen, die Calycophorenentwicklung als eine secundär complicirte, der ursprünglichen fern stehende, wegen des Auftretens der Deck-

glocke, noch bevor der Polyp entsteht, aufzufassen, da dann überhaupt keine Siphonophorenlarve die ursprüngliche Entwicklungsweise zur Anschauung brächte. In keinem einzigen Fall ist die Siphonophorenlarve, selbst nur die kürzeste Zeit lang, ein Polyp, an dessen aboralem Ende es zur Ausbildung einer Knospungszone kommt; vielmehr zeigen uns Fälle wie die von *Stephanomia* und *Athorybia* aufs schlagendste, dass der Polyp selbst nichts weiter ist als eine Knospe am Planulamaterial, und dass dieses für alle Larventheile gleichmässig verwendet wird. Aber noch ein anderer gewichtiger Einwurf ist zu erheben. Die Knospungszone, die wir an jeder Siphonophore beobachten, liegt nie am Vorderende des Thieres, sondern stets an der Grenze der zwei Zonen, welche wir in Theil I unter C unterscheiden mussten. Gerade in dieser Hinsicht sind die einfachsten Siphonophoren, die Prayiden, maassgebend. Während alle Gruppen der Nährsäule sich von der Knospungszone aus nach rückwärts verschieben, rücken im Gegensatz hierzu die Knospen der Deckglocken nach vorwärts, und niemals finden wir eine Gruppenknospe zwischen die Deckglockenknospen oder, umgekehrt, eine solche zwischen die der hintern Gruppen eingereiht. Das offenbart sich aber bereits an der Larve. Nur die Larven von *Stephanomia*, *Agalma* und *Athorybia* bilden eine scheinbare Ausnahme, da hier am Stiel des kappenförmigen Deckstücks neue Deckstücke sprossen, die ja eigentlich nicht in die Schwimmzone hineingehören, sondern wie aus der Nährzone nach vorn verlagert erscheinen. Erinnern wir uns aber der phylogenetischen Ableitung des kappenförmigen Deckstücks vom Decktheil der larvalen Calyphorendeckglocke und betrachten wir die überzähligen Deckstücke als in gleicher Weise zu den später sich entwickelnden Schwimglocken in Beziehung stehend wie das kappenförmige zur Blase, so ergibt sich ein durchaus natürliches Verhalten.

Aus allem folgt eine ganz eigenartige Stellung der Siphonophorenlarve. Letztere wird nur dann verständlich, wenn wir — im Gegensatz zu allen genannten Forschern — die Beschaffenheit der Larve bei Erörterungen über die Phylogenie ganz ausser Acht lassen und in der Larve nicht mehr suchen als die Jugendform, die den Bauplan des ausgewachsenen Thieres bereits angedeutet zeigt, nicht aber des letztern paläontologische Entwicklung uns klar legt. Ueber diese wird unter B mehr gesagt werden. Die paläontologische Entwicklung der Larve selbst aber ergibt sich ohne alle Schwierigkeit. Denn wie sich in der — wir wollen sagen — regellosen Colonie der Hydroidpolypen ein Individuum nach dem andern entwickelt und dem gemäss

auch die Planula erst zum Polypen wird, an dem ein neuer Polyp sprosst, so entstehen an der wohlgeordneten Siphonophorencolonie Gruppen von Individuen, die selbst Spiegelbilder des ganzen Thieres genannt werden dürfen, und ebenso entwickelt sich hier aus der Planula eine Individuengruppe, die auch bereits die Organisation der reifen Siphonophore verräth.

Die 1888 von HAECKEL aufgestellte Medusomtheorie fügt zu den 1869 entwickelten Ansichten nichts von principieller Bedeutung, was nicht schon von andern Autoren geäußert worden wäre. Unter Medusom versteht HAECKEL alle diejenigen Theile am Stamm der Siphonophoren, welche — nach ihm — gemeinschaftlich eine Meduse repräsentiren. Wir sahen bereits oben, dass schon A. AGASSIZ (65) in gleicher Weise bei der Beurtheilung des Siphonophorenkörpers vorging. Für die nothwendig vorausgesetzte Dislocation der Medusomtheile erbringt HAECKEL auch jetzt noch kein Beweismaterial. Ebenso wenig sicher begründet ist eine andere, die Entwicklungsgeschichte betreffende Annahme. Es sollen die Velelliden sich nicht, gleich den übrigen Siphonophoren, aus einer bilateral gebauten Larve entwickeln, sondern aus einer radiär-symmetrischen. Dieser Behauptung gegenüber machte schon CHUN (88) es wahrscheinlich, dass dem auch nur anscheinend radiär gebauten Stadium der *Rataria*, wo vier Fangfäden, doch einer grösser als die andern, sich rings um den primären Polypen gruppiren, ein bilaterales mit nur einem Fangfaden vorausgehe, und in der That haben uns ja die Befunde BEDOT's (94) ein solches kennen gelehrt (siehe Theil I unter B).

In ganz eigenartiger Weise haben neuerdings KORSCHOLT u. HEIDER in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (90) versucht, die Entwicklung der Siphonophoren aus Hydroidstöcken plausibel zu machen. Sie sagen p. 44: „Nehmen wir . . . an, dass ein Hydroidenstöckchen sich mit einer ausgebreiteten Basalplatte statt an einem festen Körper an der Wasseroberfläche festheftete — wie man dies gelegentlich an Scyphistomen beobachten kann — und die Fähigkeit gewann, in diesem Zustand unter günstigen Umständen weiter zu existiren, so ist durch diese Vorstellung der Uebergang von der festsitzenden zur freien Lebensweise durch ein Flottiren an der Wasseroberfläche vermittelt, eine Bewegungsform, die sich unter den Siphonophoren bei *Physalia* und *Velella* erhalten hat. Ja, wir brauchen uns bloss vorzustellen, dass der flächenhaft verbreiterte Basaltheil des Stammes, welcher die Anheftung an die Wasseroberfläche übernahm, sich kahnförmig einkrümmte und schliesslich seine

mit Perisarc überkleidete Basalfläche völlig einstülpte, um auf diese Weise die phylogenetische Entwicklung der Pneumatophore vorstellbar zu machen und diese Vorstellung durch die Erwägung zu unterstützen, dass ein solcher Entwicklungsgang Schritt für Schritt von gewissen Vortheilen für die Gesammtcolonie begleitet sein musste. Erst nach der Entwicklung dieses hydrostatischen Apparates wäre eine Lostrennung von der Wasseroberfläche und ein Hinabsteigen in grössere Tiefen ermöglicht gewesen. Die Pneumatophore wäre demnach jenes erste und ursprünglichste Organ, durch dessen Entwicklung die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Siphonophorenorganismus begründet wurden. Wir könnten durch solche Ueberlegung dazu geleitet werden, in jenen Formen mit erhaltenem apicalen Stigma (Rhizophysen, Physalien) die ursprünglichsten der jetzt lebenden Siphonophoren zu erkennen.“

Man sieht, eine Hypothese von weittragendster Bedeutung, welche die complicirtesten Siphonophoren für die einfachsten, die Calycophoren für secundär ausserordentlich stark modificirte erklärt. Doch kann man ihr nur den Werth eines gelegentlichen, geistreichen Aperçus zuschreiben. Wollte man näher mit ihr rechten, so würde es die darauf verwendete Mühe nicht lohnen. Die angegriffene Partei würde dabei besser wegkommen als die angreifende. Denn da die aufgestellte Idee sich gar nicht auf positive Beweisgründe, sondern nur auf eine künstlich herbeigeholte Analogie stützt, so ist sie mit ernstest wissenschaftlichen Erwägungen gar nicht zu fassen, und jedes Eingeständniss unserer Schwächen, die wir, der sichern Erwerbung froh und deren Werth erkennend, nicht verbergen würden, müsste den Gegner, dem nichts an unsern Erwerbungen, sondern allein an den Lücken darin liegt, immer wieder zu der billigen Bemerkung veranlassen: So lange ihr das und das nicht striete beweisen könnt (z. B. die Ableitung der Blasen von Schwimmglocken), so lange hat unsere Anschauung genau (!) so viel Wahrscheinlichkeit für sich wie die *cure*. Das würde ein aussichtsloser Kampf sein. Und bezeichnend ist für die Aufstellung solcher Hypothesen, dass ihre Vertreter um des bestechenden Gedankens willen die grössten Schwierigkeiten gering anschlagen und mit den leichtesten Mitteln alte, solide, bewährte Gebäude umstossen. Eine Behauptung KORSCHULT u. HEIDER's, die wichtigste, sei, um das zu erweisen, angeführt. Beiden Forschern scheint es einfacher, sich die Blase durch Umbildung aus einer Basalplatte entstanden zu denken als aus einer Schwimmglocke. Wir brauchen nach ihnen uns nur vorzustellen, dass der Basaltheil des Hydroidenstockes kahnförmig sich

einkrümmte, und sofort war die Blase da. Diese ungesuchte Vorstellung soll ausserdem durch die Erwägung unterstützt werden, dass ein derartiger Entwicklungsgang Schritt für Schritt von Vortheil für den Stock gewesen ist. Warum Schritt für Schritt? Was konnte eine unvollständige Blase nützen? Welche Erwägung zeigt uns überhaupt den Nutzen der Blasenbildung? Am allerschwierigsten ist es doch für den Forscher stets, bei Untersuchungen über die Entstehung eines Organs festzustellen, ob mit der Bildung ein Nutzen verbunden war. Zumeist können wir nur eine Tendenz zur Entwicklung des Organs bei ursprünglichen Thierformen erkennen; so dürfte in dem Auftreten einfacher Schwimmglocken neben der vordern Deckglocke bei den Diphyiden die Tendenz zu einer besondern Verwerthung der Deckglocke — allerdings auch nur entfernt — angedeutet sein. Einen Nutzen können wir darin für die Siphonophoren nicht sehen, es wurde dadurch nur die Möglichkeit für Entstehung neuer Thierformen bei Einwirkung uns unbekannter äusserer Einflüsse gegeben. KORSCHOLT u. HEIDER enthüllen uns auch nicht ihre Erwägungen, was sicher schwieriger gewesen wäre, als die Andeutung, dass solche Erwägungen möglich seien; sie begründen auch die Möglichkeit der Umbildung einer Basalplatte in eine Blase nicht im Geringsten. Welchen Nutzen haben dann aber genaue anatomische und embryologische Untersuchungen, wenn ihre übereinstimmenden Befunde, die die Verwandtschaft zweier Organe ergeben, gegen jede, ohne nähere Begründung vorgetragene Hypothese, als ungenügende sich erweisen sollen? Von Forschern, die ein Lehrbuch der vergleichenden Embryologie schreiben, sollte doch wirklich mehr Vertrauen in die Ergebnisse vergleichender Embryologie gesetzt werden.

Aber als Hauptschaden derartiger leichthin aufgestellter Hypothesen ist nicht die oberflächliche Beweisführung, deren man sich bedient, anzusehen, sondern dass überhaupt zufälligen Beobachtungen so grosser Werth eingeräumt wird, um daraufhin exacte wissenschaftliche Befunde in einem Lehrbuch in Zweifel zu ziehen. Weil eine Scyphomeduse gelegentlich an der Wasseroberfläche hängt, so könnte wohl auch ein Polypenstock mit der Basalplatte gleiche Haltung einnehmen und durch Gewöhnung allmählich zur *Physalia* werden. Trägt solche Naturwissenschaft unserm Causalitätsbedürfniss nur im Geringsten Rechnung? Kann man sich überhaupt mit solchen Annahmen genügen? Neben der Hypothese von KORSCHOLT u. HEIDER, auch neben der von CLAUS lassen sich sicher noch eine Menge anderer ersinnen, die alle etwas Bestechendes haben, mit denen aber nichts an-

zufangen ist, da sie alle an Zufälligkeiten anknüpfen. Wirklich lohnen können doch nur Vermuthungen, die auf genauester Kenntniss der in Frage stehenden Objecte selbst fussen und aus deren Baueigenthümlichkeiten die Entwicklungsrichtung zu erlauschen suchen.

### B. Eigene Auffassung.

Im Nachfolgenden will ich versuchen, die in Theil I gewonnenen Befunde über die Organisation der einfachst gebauten Siphonophoren zur Erörterung der phylogenetischen Entwicklung dieser Thiergruppe zu verwerthen. Etwas Neues wird sich dabei in Hinsicht auf die Ursprungsstelle nicht ergeben, da ich in völliger Uebereinstimmung mit LEUCKART die Wurzel der Siphonophoren bei den Stöcken der Hydroidpolypen suche; nur zur Aufklärung über den Entwicklungsweg dürfte Einiges, bis jetzt wenig Beachtetes vorzutragen sein. Vor allem gilt es den Gesichtspunkt scharf zu fixiren, von dem wir uns bei den folgenden Ueberlegungen leiten lassen wollen.

Am dienlichsten erscheint es da, mit kurzem Rückblick auf die oben besprochenen Theorien die in diesen leitenden Gesichtspunkte festzustellen. LEUCKART, welcher zuerst den Vergleich der Siphonophoren mit Polypenstöcken eingehend durchführte, berücksichtigte ganz allein die ausgewachsenen Thiere. Vollauf beschäftigt mit deren eingehendem Studium, ebenso wie zur gleichen Zeit auch KÖLLIKER, GEGENBAUR und VOGT, konnte ihm weniger daran gelegen sein, die möglichen Zwischenstufen zwischen den bekannten Polypenstöcken und den einfachsten Siphonophoren, als welche er bereits die Calycophoren erkannte, anzudeuten, als zunächst seine Anschauung fest zu begründen und der alten ESCHSCHOLTZ'schen, nach welcher die Siphonophoren einfache Thiere waren, den Boden zu entziehen. Wie sehr ihm das gelang, muss um so mehr hervorgehoben werden, als eigentlich seinen Beweisen gegenüber die Anhänger der Medusentheorie weit weniger kritisch vorgingen. HAECKEL's erste Siphonophorenuntersuchungen betrafen in der Hauptsache die Entwicklungsgeschichte und bestimmten seine Auffassung, welche die Ableitung der Siphonophoren von Medusen vertrat. Mochte ihm hierfür auch die Lehre HUXLEY's und der beiden AGASSIZ willkommen sein, die alle drei auch die reifen Siphonophoren zu Medusen in Beziehung brachten, so stützte er sich zunächst doch auf die eigenen embryologischen Befunde, ihnen so grossen Werth beilegend, dass er seiner Arbeit als Motto das von ihm bereits früher aufgestellte biogenetische Grundgesetz vorschrieb: „Alle Erscheinungen, welche die individuelle

Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren begleiten, erklären sich lediglich aus der paläontologischen Entwicklung ihrer Vorfahren.“ Damit war aber eine neue Phase in der Siphonophorenforschung angetreten, nicht zu deren Gunsten. Denn indem jetzt die embryologischen Befunde für die Phylogenie am wichtigsten erschienen, vernachlässigte man geradezu die grossartigen anatomischen Befunde der Forscher aus den 50er Jahren und glaubte aus der Beschaffenheit der Larve alles übrige erschliessen zu können. METSCHNIKOFF darf als der Hauptvertreter dieser Richtung angesehen werden. So werthvoll seine embryologischen Befunde sind, so wenig berechtigt die Schlüsse, die er daraus zog. LEUCKART führte dagegen nochmals seine unanfechtbaren Ergebnisse zu Felde, indem er darlegte, an welchen Unmöglichkeiten ein Vergleich der Siphonophorenlarve mit Medusen scheitern müsse; aber umsonst. Denn noch 1888 vermochte HAECKEL die gleichen Ansichten, die er früher geäussert hatte, nur wenig abgeändert, wieder vorzutragen, ohne nur im Geringsten in eine eingehende Beweisführung einzutreten. Es scheint wirklich bei solchem Rückblick, als wenn die embryologischen Befunde — so verfehlt nebenbei ihre Deutung war — etwas fascinirendes für ihre Entdecker gehabt hätten, dass selbst die berechtigten Vorstellungen dagegen unbeachtet verhallten. Aber selbst LEUCKART hatte dieser Richtung in etwas nachgegeben, als er die eigne Auffassung dadurch stützen zu müssen glaubte, dass er die Larve von *Agalmopsis bijuga* (*Halistemma pictum* MERSCH.) als die ursprünglichste Larvenform der Siphonophoren hinstellte und die der Calyphoren als abgeleitete erklärte. Wurde doch hierdurch die von ihm zuerst aufgestellte Entwicklungsreihe innerhalb der Ordnung durchaus umgestürzt und eine complicirte Physophore, weil ihre Larve durch secundäre Vereinfachung den Polypenlarven sich näherte, zum Ausgangspunkt für früher als einfacher erkannte Gruppen gestempelt.

Wieder einen neuen, aber, wir dürfen wohl sagen, unglücklichen Weg ging CLAUS. Auf Grund der LEUCKART'schen und eigener Befunde musste er den Vergleich der Larve mit Medusen unbedingt zurückweisen; er schloss sich auch nicht dem LEUCKART'schen Compromiss an, sondern erklärte weiterhin die Calyphoren für die einfachsten Siphonophoren, indem er im frühen Auftreten von Glocke und Fangfaden an der Larve nur cänogenetische Verschiebungen in der Entwicklung erkennen wollte. Aber da ihm die Anpassung von fest-sitzenden Polypenstöcken an die frei schwimmende Lebensweise kaum erklärbar schien, nahm er eine selbständige Entwicklung frei schwim-

mender Polypenlarven an und entschlug sich so selbst der geringen phylogenetischen Stütze, welche die Anhänger der Medusentheorie für ihre Ansicht hatten, indem sie die Vorfahren der Siphonophoren in den schwimmenden Medusencolonien einer *Sarsia prolifera* suchten. Anders vermag ich die CLAUS'sche Lehre nicht zu deuten (siehe unter A). Denn entweder entwickelten sich die am Festsitzen verhinderten Polypenlarven trotz dieser Verhinderung zu einem Polypenstock, der zu Grunde ging, weil er seinen natürlichen Existenzbedingungen entzogen war, oder die Larve entwickelte sich — was allerdings von vorn herein ganz unwahrscheinlich genannt werden muss — zu etwas ganz Neuem, zur Ursiphonophore. In diesem Fall war ohne Vorläufer eine neue Thierform ins Leben getreten, deren einfache Entstehung jedem, der den so complicirten Siphonophorenbau näher kennt, fast als Wunder erscheinen muss. — Weniger ans Wunderbare streift die Auffassung von KORSCHOLT u. HEIDER, nach welcher ein ursprünglich festsitzender Polypenstock durch Anheftung der Basalplatte an die Wasseroberfläche zur Umbildung in eine *Physalia* sollte angeregt worden sein. Hier ist wenigstens der Ausgangspunkt festgehalten, den bereits LEUCKART als den einzig gebotenen erkannte, nur die Art, wie die Umbildung zur Siphonophore gedacht wird, ist als völlig willkürliche Annahme zu bezeichnen.

Die ursprüngliche Idee, die von LEUCKART, erscheint erst durch die neuern Untersuchungen von CHUN einigermaassen gefördert. Obgleich ich in dieser Arbeit zu wesentlich abweichenden Resultaten kam, ist doch nicht zu leugnen, dass der von CHUN eingeschlagene Weg, durch genauestes Studium nicht allein den Werth der Anhänge am Siphonophorenkörper, sondern besonders auch deren Anordnung festzustellen, die nähere Erkenntniss des paläontologischen Entwicklungsganges der Siphonophoren möglich macht. Was nützt es, mit zufälligen Vorgängen zu rechnen, die uns immer nur die Anregung zu Umbildungen, nicht aber die nothwendige Aufeinanderfolge derselben vorführen? Nur die intimste Kenntniss der Thatsachen lehrt, was als wesentlich im Entwicklungsgang dieser so eigenartigen Thiergruppe zu erachten ist, und nur darauf gestützt können wir auf die Vorläufer derselben schliessen. Das Studium der Larven kommt dabei nur in so weit in Betracht, als es für das Verständniss der reifen Formen Mitbedingung ist. Dagegen in der Larvenentwicklung die paläontologische Entwicklung der Vorfahren recapitulirt zu sehen, heisst denn doch, die Stärke der Lebensbedingungen, welchen die betreffende Form unterliegt und die eben zu ihrer Entstehung führten, wesentlich unterschätzen. Die Larve

kann um so weniger an die Urahnen ihres eigenen Mutterthieres erinnern, als gerade sie, weil anpassungsfähiger als letzteres, relativ stärker von der Ausgangsform abändern dürfte. Die Eigenartigkeit der Siphonophorenlarve und die grossen Verschiedenheiten zwischen den Larven nur einer Gruppe, z. B. der Physophoren, scheinen hierfür die erheblichsten Documente abzugeben.

Es bleibt nach dem Gesagten für dieses Capitel nur die Erörterung übrig, wie wohl aus feststehenden Polypenstöcken Siphonophoren entstanden sein möchten. Wir wollen diese Frage nach dem oben als richtig erkannten Gesichtspunkt zu beantworten versuchen. Zunächst ganz allgemein: Ist die Vorstellung wirklich so schwierig, dass Polypenstöcke oder Theile derselben frei schwimmend wurden? Meiner Ansicht nach ist das nicht der Fall. Eine Anbahnung dazu ist bereits darin zu erkennen, dass neben feststehenden Nährpersonen frei bewegliche Geschlechtspersonen, die Medusen vorhanden sind, die den ursprünglichsten Polypenformen, zu welchen wir, wie ich nicht zweifle, *Hydra* rechnen müssen, abgehen. Stellen wir uns nun vor, dass die Medusen, ohne Rückbildung zu erfahren, am Stamm haften blieben und durch ihre energische Thätigkeit Zweige der Stöcke losrissen und mit sich fortführten. In diesem Fall ergab sich eine frei schwimmende Polypencolonie, die, falls ihre Theile in vortheilhafter Weise angeordnet waren, wohl existenzfähig sein mochte. In der Anordnung der Theile haben wir ebenso sehr ein entscheidendes Moment für die freie Beweglichkeit zu sehen wie in der Anwesenheit für solch neue Lebensweise geschickter Theile. Doch dürfen wir in Hinsicht auf diese Voraussetzungen ziemlich bescheiden sein, wie uns jede *Sarsia gemmifera* (CHUN 95) beweist. Mit ihren gleichartigen Knospen am weit verlängerten Magenstiel stellt sie sich zur freien Bewegung nicht sonderlich viel begünstigter dar als ein dichotom verzweigter Ast eines Polypenstockes, an dem die Geschlechtspersonen, ohne Rückbildung zu erfahren, haften blieben. Denn nach CHUN's Abbildungen wächst jede Tochterknospe bei der Entwicklung von Enkelknospen am Magenstiel zu einem Zweig aus, der durch Ausbildung von Urenkelknospen sich wieder verzweigen würde. Bei den einfachsten Siphonophoren selbst finden wir da weit günstigere Verhältnisse. Wer daher die Siphonophoren zu den Sarsien in phylogenetische Beziehungen bringt, der hat, wie mir scheint, schon wegen dieser dichotomen Stammverzweigung grössere Schwierigkeiten zu überwinden als bei einer Ableitung von besonders geeignet erscheinenden Polypenstöcken.

Und warum sollten sich deren, wenn sie auch jetzt noch nicht

bekannt sind, nicht noch auffinden lassen? Eine Calycophore zeigt die Summe ihrer viererlei Anhänge in durchaus gesetzmässiger Weise am Stamm angeordnet. Machen wir nun die einzige Voraussetzung, dass eine *Praya* sich mit der ventralen, anhangsfreien Stammseite dem Boden auflege und mittels drüsigen Ektoderms ihm verklebe, so haben wir einen Polypenstock, der sich einigermaassen mit den Clavidenstöcken vergleichen lässt. Wir haben uns an der *Clava* eine reichere Arbeitstheilung und eine gesetzmässigere Gruppierung der Personen, als sie in der That vorhanden ist, sich vollziehend zu denken. Natürlich könnte an Stelle der *Clava* auch jede andere Form mit einseitig am verbindenden Stamm oder Wurzelwerk angeordneten Personen herangezogen werden; finden wir doch die Tendenz zur Arbeitstheilung, die sich bei *Clava* auf die Herausbildung von nur zwei Arten von Anhängen — Polypen und Gonophoren — beschränkt, bei andern Familien viel stärker angedeutet. Doch bleibt das Deckstück den Polypenstöcken, wie es scheint, ganz fremd, und auch für die Anlage complicirter Fangstücke finden wir nur die ersten Spuren; indessen entdeckt man vielleicht noch Stöcke, die grössere Annäherung an die Siphonophoren zeigen.

Alle Schwierigkeiten bei einem Versuche, die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren darzulegen, fliessen darin zusammen, die den Calycophoren eigenthümliche Abstossung der Stammgruppen als frei schwimmende Eudoxien zu erklären. Dieses, den ursprünglichsten Arten eigene Verhalten verliert sich schon bei den höher differenzirten Calycophoren und fehlt den übrigen drei Unterordnungen durchaus; es erscheint demnach nicht wie eine Neuerwerbung der Siphonophoren, sondern dürfte von den Vorfahren ererbt worden sein. Vielleicht haben wir in der Entwicklung von Eudoxien an Polypenstöcken überhaupt dasjenige Moment zu erkennen, welches zur Ausbildung der Siphonophoren Anstoss gab. Denn in ihm offenbart sich bereits das Bestreben, Summen von Individuen frei beweglich zu machen. Eine Eudoxie ist ihrem physiologischen Werth nach — wenigstens so weit wir bis jetzt darüber unterrichtet sind — Träger der Geschlechtsstoffe. Eine ganze Stammgruppe löst sich bei den diöcischen Calycophoren ab, um die Stammgruppen andersgeschlechtiger Thiere aufzusuchen, und ist vermöge ihres complicirten Baues, wie es scheint, für lange Zeit zur Wanderung befähigt. Ja, die von der Eudoxie abgestossenen Gonophoren besitzen in den meisten Fällen eigene Schwimmfähigkeit und können so auch isolirt noch zur Verbreitung der Geschlechtsstoffe beitragen.

Dem gleichen Zweck wie die Eudoxie der Calycophoren dient bei

sehr vielen Hydroidstöcken der freibewegliche Gonophor, die Meduse, allein. Wer nun bloss an die grossen schönen Narco- und Trachymedusen denkt, dem dürfte der Ersatz solcher Gonophoren durch Eudoxien wenig vortheilhaft erscheinen; indessen kommen für unsern Vergleich nur die kleinen Lepto- und Anthomedusen in Betracht, da ja bei jenen Formen durch Unterdrückung der stockbildenden Nährthiere die Gonophoren an Leistungsfähigkeit gewinnen mussten. Eine Eudoxie zeigt nun gegenüber den Medusen einen Fortschritt und einen Rückschritt. Sie erscheint ausserordentlich complicirt als Stamm von vier Personen; dagegen ist jede der vier Personen im Vergleich zur Meduse vereinfacht, da sie nur einen Theil der Eigenschaften in sich vereinigt, die gemeinsam eine Meduse auszeichnen. Behalten wir diese theilweise Vervollkommnung und theilweise Vereinfachung im Auge, so wird sofort klar, dass, falls überhaupt Eudoxien den Hydroidstöcken nicht ganz fremd sind, sie nur bei Formen vorkommen werden, an denen eine weit vorgeschrittene Arbeitstheilung nachweisbar ist. Denn im Sinne einer Arbeitstheilung liegt die Uebertragung von Thätigkeiten, die ursprünglich von einer Person ausgeübt wurden, auf mehrere Personen zu Gunsten dieser Thätigkeiten. Wie sich der Polyp, die Urform der Hydroiden, zeitig von der Production der Geschlechtsstoffe befreite, so giebt er schliesslich auch die Function des Beutefanges auf, und ebenso wird die zuerst an den Gonophoren durch Ausbildung von Gallertmassen entwickelte Schutzleistung schliesslich besondern Individuen überwiesen. Folgern wir aber in solcher, wie mir scheint, nicht unberechtigter Weise, so werden wir sofort noch zu weitem Folgerungen gedrängt. Eine Fangperson und eine Schutzperson können der Nährperson — um deren Versorgung und Schutz es sich ja doch in erster Linie handelt — nur Nutzen bei unmittelbarer Benachbarung gewähren, da wir die Herausbildung sehr grosser, für viele Polypen genügender Schutz- und Fangapparate nicht als ursprünglichen Vorgang betrachten dürfen. Es erscheint weiterhin selbstverständlich, dass sich der gleichfalls schutzbedürftige Gonophor auch in unmittelbarer Nähe dem Schutzstück anlagern wird. So ergiebt sich also als ungezwungene Folge einer hochentwickelten Arbeitstheilung die innige, secundäre, gruppenweise Vereinigung aller der verschiedenartigen Personen, deren Eigenschaften primär in einer einzigen Person vereinigt waren; es entwickelten sich am Hydroidenstock Individuengruppen, die, physiologisch, je einer Narco- oder Trachymeduse zu vergleichen sind.

An Gruppen von dem beschriebenen Bau dürfen wir noch folgende

Specialisirung in der Anordnung der Personen als zweckgemässe voraussetzen. Zweifellos verlangte die Abhängigkeit der Nährperson von der Fangperson die engste räumliche Annäherung; dagegen lag zur Geschlechtsperson keine gleich innige Beziehung vor, und wiederum die Deckperson musste sich allen dreien gegenüber gleich zugehörig und gleich selbständig erweisen. So war auch in dieser Hinsicht ein Verhalten angebahnt, das wir am Calycophorenstamm in so regelmässiger, consequenter Weise durchgeführt finden und das vor allem bedeutungsvoll erscheint, wenn, wie wir annehmen wollen, die Gruppen sich abzulösen und frei umher zu schwimmen vermochten.

Der im Obigen geschilderte hoch differenzierte Polypenstock bestand, um es kurz zu recapituliren, aus Gruppen zu je vier Personen, die in gewissen Abständen der dorsalen Seite eines mehr oder weniger regelmässig gestalteten Stammes aufsassen. Von diesem Entwicklungsstadium bis zur einfachsten Calycophore, *Sphaeronectes*, ist aber noch ein weiter Schritt, nicht bloss in Hinsicht auf das physiologische, sondern auch auf das morphologische Verhalten. Denn wenn wir auch für die einzelnen Gruppen gedachten Stockes den Gewinn freier Locomotion behaupten dürfen, so ist doch an Beweglichkeit des ganzen Stockes oder einer beliebigen Summe von Gruppen kaum zu denken. Um diese zu ermöglichen, bedurfte es der Herausbildung selbständiger grosser Bewegungs- und Schutzapparate, welche eine Menge von Personen zu beherrschen vermochten. Wir berühren hier einen Punkt, dem bis jetzt nur sehr geringe Beachtung geschenkt wurde und der uns zu einer kleinen Abschweifung nöthigt.

Welche morphologische Bedeutung ist den Anhängen der Deckschwimmzone der Calycophoren zuzuschreiben? Haben wir in ihnen Stammgruppen zu sehen, an denen Polyp und Fangfaden zu Gunsten einer besonders mächtigen Entwicklung von Gonophor und Deckstück unterdrückt wurden, oder repräsentiren sie phylogenetisch Bildungen eigener Art? Ich möchte die letztere Ansicht aus folgenden Gründen vertreten. Zunächst sehen wir zwischen Deckstück und Glocke die engen räumlichen Beziehungen, welche sie an den Gruppen der Nährzone nur kurze Zeit erkennen liessen, dauernd gewahrt — doch könnte das immerhin ein secundäres Verhalten sein. Zweitens erweist sich der Locomotionstheil der Deckglocken niemals als Gonophor, sondern stets nur als einfache Schwimglocke — indessen sahen wir auch an den Gruppen einiger Calycophoren die erste Gonophorenknospe sich zu einer einfachen Schwimglocke umwandeln (z. B. *Praya plicata* [*diphyes* KÖLL.]) und als solche sich dauernd erhalten. Der dritte

Grund ist meiner Ansicht nach aber entscheidend. Gerade am Vorderende des Stammes, wo die riesigen Deckglocken sich anheften, finden wir die Gruppen der Nährzone in embryonalem Zustand, und erst in einiger Entfernung nach rückwärts gewinnen sie vollkommene Ausbildung, ja bei allen Arten, die Eudoxien abstossen, kommen sie am Stamm überhaupt nicht zur völligen Reife. Als vierter Grund ist anzuführen, dass die Entwicklung der Deckglocken in entgegengesetzter Richtung zu der an der Nährzone nachweisbaren sich vollzieht, so dass also auch die einfachsten Siphonophoren deutlich in zwei Zonen zerlegt erscheinen, die in morphologischer und physiologischer Hinsicht sich vollkommen von einander unterscheiden. Allein *Apolemia* zeigt durch das Auftreten von Tastern in der Schwimmzone eine Annäherung an die Verhältnisse der Nährzone, doch gestatten uns die Befunde an den einfacher gebauten Calycophoren, dieses Verhalten als ein abgeleitetes zu bezeichnen.

Nothwendige Voraussetzung für die Entwicklung der Hydroidenstöcke zu Siphonophoren bleibt, wie bereits gesagt, das Auftreten grosser Bewegungs- und Schutzapparate. Damit erledigt sich auch die interessante Frage, warum bei den einfachen Calycophoren Doppelpersonen gleich den Deckglocken vorhanden sind, die den Physophoren abgehen, die Calycophoren also complicirter gebaut erscheinen lassen. Warum mangeln den Physophoren die Decktheile an den Glocken der Schwimmzone? Die Antwort ergiebt sich aus der überreichen Ausbildung von Deckstücken an der Nährzone, welche diese vom Schutz der vordern Zone unabhängig machten. Bei den Calycophoren kommt auf je drei Personen nur ein Deckstück, die Nährzone ist hier also viel schutzbedürftiger, und wir sehen auch in den Fällen, wo von den Deckglocken nur ein ganz unvollkommener Schutz wegen riesigen Wachstums des Stammes geboten werden kann (*Praya cymbiformis*, *plicata*, *dubia*, *Diphyes quadrivalvis*), die Deckstücke an Umfang beträchtlich gewinnen und in umfassenderer Weise, als es sonst an den Stammgruppen, so lange sie am Stamm verharren, beobachtet wird, den übrigen Anhängen Schutz gewähren. — Wenn übrigens die Ableitung des Segels der *Velella* vom kappenförmigen Deckstück der Physophorenlarve richtig ist, so zeigt sich auch diese höchstentwickelte Siphonophore mit einer Deckschwimmzone ausgestattet, die der der Calycophoren durchaus homolog ist.

Die im Obigen dargelegten Betrachtungen über fortschreitende Differenzirung bei den Hydroidenstöcken, die zur Entwicklung der

Siphonophoren führen mochte, sollten selbstverständlich nur ein durchaus skizzenhaftes Bild des Entwicklungsganges bieten. Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass Zweige von Hydroidenstöckchen, deren Personen in geschilderter Weise differenzirt und angeordnet sind und welche grosse Deckglocken entwickeln, zur Ablösung und Locomotion befähigt erscheinen. Speciellere Angaben können vor der Hand bei unserer unvollständigen Kenntniss der Siphonophoren sowohl wie der Hydroidenstöcke nicht gemacht werden. Ob aber nicht eine eingehende Untersuchung letzterer Thiergruppe grössere Anhaltspunkte für die hier aufgestellten Vermuthungen liefern dürfte, als es bis jetzt den Anschein hat? Denn ich verhehle mir durchaus nicht, wie sehr meine Erörterungen in der Luft schweben, da bei den uns bekannten Polypenstöcken weder nur entfernt eine gleich tief einschneidende Arbeitstheilung noch eine Gruppierung der Personen, wie sie hier von den Vorläufern der Siphonophoren gefordert wird, nachgewiesen wurde. Nur in der Tendenz der Arbeitstheilung bei den Polypenstöcken sowie in der sehr wahrscheinlicher Weise hohen phylogenetischen Bedeutung der Eudoxienbildung waren wichtige Stützen zu erkennen.

Nun zum Schluss noch einige Worte über die Bedeutung der Siphonophorenanhänge als Personen oder Organe. Im physiologischen Sinne unterliegt es keinem Zweifel, dass jeder Anhang als Organ zu bezeichnen ist; aber auch in Hinsicht auf die Morphologie lässt sich manches für die Berechtigung solcher Bezeichnung vorbringen. Die Siphonophorenlarve ist, wie wir sahen (Theil I unter B), keine Meduse, aber auch kein Polyp mit aboraler Knospungszone, sondern vielmehr ein höchst regelmässig gebauter Polypenstock, der bereits im Bau deutlich die Grundzüge der Organisation des ausgewachsenen Thieres verräth. Wir stehen hier vor einer sehr bedeutungsvollen Thatsache. Obgleich die ersten aus der Planula hervorgehenden Entwicklungsstadien Vielheiten von Hydroidpersonen darstellen, zeigen sie doch diese in engster Weise zu einer Einheit zusammengruppirt, so dass Polyp, Glocke etc. mehr als Organe denn als Individuen erscheinen. Alle Theile entstehen an der Planula an bestimmten Stellen, welche gesetzmässige Anordnung für sämtliche Siphonophoren gilt. Man wird an die Entwicklungsvorgänge bei manchen Metazoeneiern gemahnt, wo bestimmte Partien des Eies bestimmte Theile des ausgebildeten Körpers aus sich hervorgehen lassen. Natürlich ist dieser Vergleich nur *cum grano salis* zu verstehen, denn die Theile der Siphonophorenlarve bewahren zumeist eine grosse Selbständigkeit; nur bei den Chondrophoren — von denen noch zu sprechen sein wird

— dürften die Verhältnisse etwas anders, dem Vergleich entsprechender, liegen. Ich wollte nur gebührend hervorheben, dass bei allen Siphonophoren das Planulamaterial direct in mehrere Theile, welche Personenwerth haben, sich zerlegt, nicht bloss eine einzelne Person, entweder Meduse oder Polyp, aus sich entstehen lässt.

Wir müssen doppelt vorsichtig sein, die Larventheile Organe zu benennen, so eng auch ihre physiologische und morphologische Zusammengehörigkeit ist, da es sich nicht um Organe von gleichem, sondern von höherem morphologischem Werth als bei den andern Metazoen handeln würde. Vor der Hand thun wir darum wohl gut, möglichst die Bezeichnungen Organ wie Person für ihre Theile zu vermeiden und einfach von Anhängen, so wenig bezeichnend das Wort auch ist, zu reden.

Mit Sicherheit lässt sich nur behaupten, dass innerhalb der Gruppe der Siphonophoren die Tendenz herrscht, eine neue, höhere Einheit aus einer Colonie von Metazoenpersonen zu entwickeln. Schon bei den Calyphoren ist die morphologische Abhängigkeit der einzelnen Anhänge von einander eine grosse, wie die engen Beziehungen beider Stammzonen zu einander beweisen. Erst die Anordnung der Anhänge in zwei Zonen macht den Polypenstock zur Siphonophore, und gerade dieses Moment giebt auch den Ausschlag für die Auffassung der Larve. Man darf die Larve nicht durchaus einer Stammgruppe vergleichen, an welcher nach und nach neue Gruppen sprossen, die in ihrer Gesamtheit die Siphonophore ergeben. Das würde der Fall sein, wenn dauernd zwischen den vier Anhängen der Larve enge Beziehungen gewahrt blieben, wie es eben an einer Stammgruppe der Fall ist, oder wenn bei der bedeutenden Entwicklung der larvalen Deckglocke, die wir mit Glocke + Deckstück jeder Eudoxie vergleichen müssen, der larvale Fangfaden und Polyp zu Grunde gängen. Damit erwiese sich die larvale Deckglocke als Rudiment einer Stammgruppe, und zugleich würden wir in der ganzen Siphonophore eine Colonie von vierzähligen Individuengruppen erblicken müssen. Aber die Befunde widersprechen dem, zugleich Zeugnis für eine weit individuellere Ausbildung der ganzen Siphonophore ablegend. Polyp und Fangfaden sondern sich sogleich an der Larve aufs Schärfste von der Deckglocke, indem neben und vor ihnen Deckstück und Gonophor sich entwickeln, genau wie es bei jeder andern Stammgruppe der Fall ist. Weitere Beweise für die zweizonige Beschaffenheit wurden bereits oben gegeben. Die larvale Deckglocke repräsentirt also bereits die eine, vordere Zone der Calyphoren; Polyp, Fangfaden, nebst dem nachträglich sprossenden Deckstück und

Gonophor die andere, hintere Zone. — In fortschreitendem Entwicklungsgang differenziren sich nun die Siphonophoren höher und höher. Bei den Physophoren kommt es durch Stammverkürzung zu Formen wie *Physophora* und *Angela*, deren Anhänge immer mehr räumlich sich nähern; bei *Angela* findet sogar (siehe Mittheilung III) bereits eine directe Verschmelzung von Anhängen statt. Die Cystophoren sehen wir gleichfalls in Formen mit verkürztem Stamm gipfeln, der hier sogar direct in die Blase einbezogen ist. Am höchsten differenzirt erweisen sich aber die Chondrophoren. Wie wir in Mittheilung III sehen werden, fehlt hier der Stamm vollständig, sämtliche Polypen sind, ca. zur Hälfte ihres Körpers, derart verschmolzen (Centralkörper), dass der auf die einzelnen entfallende Antheil nicht zu bestimmen ist; die Blase tritt durch eigenthümliche Umbildung des Lufttrichters in engste Beziehung zu den Polypen, so dass auch hier vielleicht der verschiedenwerthige Antheil im Ektoderm nicht festgestellt werden kann. Am interessantesten stellen sich aber die Verhältnisse an Kamm und Randsaum dar, wenn die Theil I unter B aufgestellte Hypothese sich bewahrheiten sollte, dass in beiden, die ohne Grenze in einander übergehen, eine grössere Summe aufs innigste verschmolzener Deckstücke zu erkennen ist. Da schliesslich auch Kamm und Randsaum von der Blase nicht scharf geschieden sind, so würden nur noch die freien Theile der Polypen und die Fangfaden an einen Thierstock gemahnen, im Uebrigen aber die Individualisirung des ganzen Organismus durchgeführt erscheinen. Die Chondrophoren würden dem zu Folge, wenn wir die Protozoen als Personen erster, die Metazoen mit Ausschluss der Chondrophoren als solche zweiter Stufe betrachten, als Personen dritter Stufe aufzufassen sein.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- AGASSIZ, ALEX., 1865, North American Acalephae, in: *Illustr. Cat. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, No. 2.
- AGASSIZ, LOUIS, 1862, Contributions to the Natural History of the U. S. of America. Boston 1857—62, V. 4.
- BEDOT, M., 1894, Note sur une larve de Velelle, in: *Rev. Suisse Zool.*, V. 2.
- BUSCH, W., 1851, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seethiere.
- CHUN, C., 1882, Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren, in: *SB. Akad. Berlin*, V. 26.
- 1887, Zur Morphologie der Siphonophoren, in: *Zool. Anz.*, V. 10, p. 511 u. p. 557.
- 1888, Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise, in: *SB. Akad. Berlin*, V. 49.
- 1891, Die canarischen Siphonophoren. I. Stephanophyes superba und die Familie der Stephanophyiden, in: *Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt*, V. 16.
- 1892, Die canarischen Siphonophoren. II. Die Monophyiden, *ibid.* V. 18.
- 1895, Atlantis. I. Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen, in: *Bibl. Zool.*, Heft 19, Lief. 1.
- CLAUS, C., 1863, Neue Beobachtungen über die Structur und Entwicklung der Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 12.
- 1878, Ueber Halistemma tergestinum, nebst Bemerkungen über den feinern Bau der Physophoriden, in: *Arb. Zool. Inst. Wien*, V. 1.
- 1883, Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden etc., *ibid.* V. 5, Heft 1.
- 1889, Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetische Ableitung. Eine Kritik von E. HAECKEL's sog. Medusomtheorie. *Ibid.* V. 8.
- CUVIER, G., 1817, *Le règne animal*, V. 3.
- EDWARDS, MILNE H., 1841, Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacées des côtes de la France, in: *Ann. Sc. Nat. Zool.*, (2) V. 16.
- ESCHSCHOLTZ, J. FR., 1829, *System der Acalephen*.
- FEWKES, W., 1885, On the development of Agalma, in: *Bull. Mus. Harvard*, V. 11.
- GEGENBAUR, C., 1853, Beiträge zur nähern Kenntniss der Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 5.
- HAECKEL, E., 1869, *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren*. Utrecht.

- HAECKEL, E., 1879, Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen, in: Denkschr. Ges. Jena.
- 1888, Report on the Siphonophorae, collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76.
- HUXLEY, TH. H., 1849, On the anatomy and affinities of the Medusae, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London.
- 1859, The Oceanic Hydrozoa, Ray Soc.
- KOROTNEFF, A., 1884, Zur Histologie der Siphonophoren, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 5.
- KORSCHOLT und HEIDER, 1890, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.
- KOWALEWSKY, A., 1868, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, p. 156.
- LAMARCK, 1816, Animaux sans vertèbres.
- LESUEUR, 1813, Mémoire sur quelques nouvelles espèces de Mollusques et Radiaires, in: J. Physique, V. 77.
- LEUCKART, R., 1848, Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere.
- 1851, Ueber den Bau der Physalien und Siphonophoren, in: Z. wiss. Zool., V. 3.
- 1853, Die Siphonophoren, eine zoologische Untersuchung.
- 1854, Zur nähern Kenntniss der Siphonophoren von Nizza, in: Arch. Naturg., Jahrg. 20, V. 1.
- 1872, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niedern Thiere während der Jahre 1870—71, *ibid.* Jahrg. 38.
- 1875, Dasselbe, während der Jahre 1872—75, *ibid.* Jahrg. 41, V. 2.
- LO BIANCO, 1890, Metodi usati nella Stazione Zoologica per la conservazione degli animali marini, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 9.
- METSCHNIKOFF, E., 1870, Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren und Medusen, in: Verh. Ges. Naturkunde Moskau, V. 8.
- 1874, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren, in: Z. wiss. Zool., V. 24.
- MÜLLER, P. E., 1871, Iagttagelser over nogle Siphonophorer, in: Naturhist. Tidskr., V. 7.
- SCHNEIDER, K. C., 1892, Einige histologische Befunde an Cölenteraten. in: Jen. Zeitschr., V. 27.
- 1895, Mittheilungen über Siphonophoren. I. Nesselzellen, in: Zool. Anz., V. 19.
- VOGT, C., 1848, Ocean und Mittelmeer.
- 1851, Zoologische Briefe, V. 1.
- 1854, Sur les Siphonophores de la mer de Nice.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen, welche für alle Figuren gelten.

<i>G</i>	Gonophor	<i>s. D</i>	secundäres Deckstück
<i>Gl</i>	Schwimmglocke	<i>F</i>	Fangfaden
<i>Gl. t</i>	Glockentheil	<i>P</i>	Polyp
<i>D. Gl</i>	Deckglocke	<i>T</i>	Taster
<i>Bl.</i>	Blase	<i>St</i>	Stamm
<i>D</i>	Deckstück	<i>Kn</i>	Knospe
<i>k. D</i>	kappenförmiges Deckstück		

<i>schw. s</i>	Schwimmsack	<i>en. c. d. Gl. t</i>	Entodermcanal d. Glockentheils
<i>st. c</i>	Stielcanal	<i>n. g. d. st. c</i>	Nebengefäße des Stielcanals
<i>Gl. g</i>	Glockengefäß	<i>m. l</i>	Muskellamelle

<i>g</i>	Gallerte	<i>l. fl</i>	laterale Fläche
<i>sch. h</i>	Schutzhülle	<i>pr. fl</i>	proximale „
<i>en. c</i>	Entodermcanal	<i>d. fl</i>	dorsale „
<i>por</i>	Porus	<i>pr. v. k</i>	proximale ventrale
<i>s. tr</i>	Safttropfen	<i>prim. pr. v. k</i>	primäre pr. v.
<i>s. b</i>	Saftbehälter	<i>sec. pr. v. k</i>	secundäre pr. v.
<i>pr</i>	proximaler	<i>pr. d. k</i>	pr. dorsale
<i>di</i>	distaler	<i>r. pr. k</i>	rechte pr.
<i>r</i>	rechter	<i>l. pr. k</i>	linke pr.
<i>l</i>	linker	<i>r. d. k</i>	rechte dorsale
<i>träg. d. D</i>	Träger des Deckstücks	<i>r. di. k</i>	rechte distale
		<i>r. v. k</i>	rechte ventrale

<i>n. kn</i>	Nesselknopf	<i>n. k</i>	Nesselkapsel
<i>ec. w</i>	Ektodermwulst	<i>l. str</i>	Leberstreifen
<i>s. kl</i>	Secretklumpen		

### Tafel 43.

Fig. 1. *Agalma rubrum*, junges Thier: Deckstück. Der Entodermcanal endet blind geschlossen am distalen Deckstückende unter einem Ring von Nesselkapseln.

Fig. 2. *Agalma elegans*, Larve. Von der ventralen Seite gesehen. Die Deckstücke (das primäre kappenförmige [*k.D.*] und die secundären, blattförmigen [*s.D.*], in denen der Entodermcanal distal ausmündet) sitzen einem gemeinschaftlichen Träger (*tr.d.D.*) an, welcher hinter der Blase, in unmittelbarer Nachbarschaft des Fangfadens (*F*) entspringt. Ebenda entwickelt sich der erste Taster (*T*). Der Polyp (*P*) ist stark contrahirt. Das vierte secundäre Deckstück ist abgelöst.

Fig. 3. Dieselbe Larve von der rechten Seite gesehen.

Fig. 4. Dieselbe Larve in kleinerem Maasstab von der dorsalen Seite gesehen, um die Form des kappenförmigen Deckstücks zu zeigen.

Fig. 5. *Praya plicata*, Deckstück. Der Saftbehälter mündet durch einen feinen Canal distal in eine Grube, deren Epithel verdickt ist, aus. Der eigentliche Stielcanal fehlt, dagegen sind die 5 Nebengefäße (*n.g.d.st.c.*), welche an der Oberfläche der Gallerte verlaufen und höchstens am distalen Ende in diese eindringen, dargestellt.

Fig. 6. *Sphaeronectes gracilis*, von links gesehen. Entwicklung der Stammgruppen.

Fig. 7. *Abyla pentagona*, Stammgruppe, von links gesehen. Ektodermwulst des Polypen (*P*) entfernt, um die Anheftung des Fangfadens (*F*) an der Stelle, wo der Polyp durch die ringförmige Klappe (*r.f.*) vom Stiel getrennt ist, darzustellen. Gonophor nach vorn umgeschlagen.

Fig. 8. *Forskalea sp.*, Jugendstadium.

Fig. 9. *Sphaeronectes gracilis*, Vereinigungsstelle von Deckglocke und Stamm, von rechts gesehen. Von der Deckglocke nur Saftbehälter (*s.b.*) und das Entodermgefäß des Glockentheils (*en.c.d.Gl.t.*), vom Stamm das Anfangsstück mit den ersten Knospen für Fangfaden + Polyp. Der Saftbehälter hat eine ungewöhnliche Form.

Fig. 10. Desgl., letzte Stammgruppe, von links gesehen.

#### Tafel 44.

Fig. 11. *Praya cymbiformis*, junge Stammgruppe, von links gesehen. Ektodermwulst des Polypen (*P*) entfernt, um die Ansatzstelle des Fangfadens (*F*) zu zeigen.

Fig. 12. Desgl., etwas ältere Stammgruppe, von hinten gesehen. Der blattartig zusammengedrückte Gonophor liegt links vor, das Deckstück hinter dem Polyp. Der Stamm ist entfernt worden.

Fig. 13. Desgl., wenig ältere Stammgruppe als die in Fig. 12 dargestellte, von hinten gesehen. Lage der Anhänge unverändert, die Nebengefäße des Stielcanals (der sammt dem Stamm entfernt wurde) mehr entwickelt, die begleitenden Muskellamellen deutlich.

Fig. 14. Desgl., noch ältere Stammgruppe, von hinten gesehen. Das Deckstück ist um mehr als 90° nach rechts verlagert. Die beiden linken Deckstückklappen legen sich, der eine vor, der andere hinter Polyp und Fangfaden, in welcher Lage sie verharren. Der Stamm ist

nicht entfernt, um die Anheftung der Anhänge zu zeigen. Am Stielcanal des Gonophors erkennt man die beiden seitlichen Nebengefäße. Die Ansatzstelle des Gonophors ist links vor, die des Deckstücks rechts hinter dem Polypen.

Fig. 15. *Abyla pentagona*, junge Stammgruppe, von links gesehen.

Fig. 16. Desgl., Polyp und Fangfaden einer wenig ältern Gruppe, von vorn gesehen.

Fig. 17. Desgl., Polyp und Fangfaden einer wenig ältern Gruppe, von der Ansatzstelle am Stamm aus gesehen.

Fig. 18. Desgl., wenig ältere Stammgruppe, von links gesehen.

Fig. 19. *Diphyes appendiculata*, junge Stammgruppe, von links gesehen. Das blattförmige Deckstück überwächst ventralwärts den Stamm.

Fig. 20—22. *Abyla pentagona*, Stammgruppen zunehmenden Alters, von links gesehen. Gonophor und Deckstück sondern sich gegen einander ab.

Fig. 23 u. 24. Desgl., Stammgruppen zunehmenden Alters, von rechts gesehen. Das Deckstück wandert von der linken auf die rechte Seite und legt sich vorn über Polyp und Fangfaden.

#### Tafel 45.

Fig. 25. *Abyla pentagona*, ältere Stammgruppe, von rechts gesehen.

Fig. 26. Desgl., ältere Stammgruppe, von hinten gesehen, um die Lage des Deckstücks (*D*) zum Stamm (*St*) darzustellen.

Fig. 27. Desgl., letzte Stammgruppe, von links gesehen. Sie ist in die gleiche Lage wie die andern Gruppen (ausgenommen Fig. 26) gebracht, während sie in natürlicher Haltung die Verlängerung des Stammes bildet.

Fig. 28. Desgl., fertige, abgelöste Eudoxie, von rechts gesehen. Der Gonophor wurde entfernt, um die Lagebeziehungen der andern Anhänge zu einander deutlich darzustellen.

Fig. 29. *Diphyes appendiculata*, ältere Stammgruppe als in Fig. 19, von der dorsalen Seite aus gesehen. Das Deckstück hat den Stamm von links aus ventralwärts ganz umwachsen.

Fig. 30. Desgl., fertige, abgelöste Eudoxie, von links gesehen.

Fig. 31. *Diphyes quadrivalvis*, Stammgruppe, von links gesehen. Der Gonophor (*G*) ist nach vorn umgeschlagen; der Stiel für Polyp (*P*) und Fangfaden (*F*) etwas gedreht, so dass der Fangfaden nach hinten sieht; das blattförmige Deckstück ist bis auf die muskulöse Ansatzkrause (*m.l*) und den Entodermcanal (*en.c.d.D*) entfernt.

Fig. 32. *Praya cymbiformis*, Vorderende des Stammes, von links gesehen. Von den beiden Deckglocken sind nur der Saftbehälter (*s.b*) und die Gefäße (*Gl.g*) der beiden Glockentheile sowie die muskulösen Ansatzlamellen (*m.l*) gezeichnet.

Fig. 33. *Praya plicata*, dasselbe.

Fig. 34. *Diphyes appendiculata*, Vorderende des Stammes, von rechts gesehen. Von der vordern Deckglocke (*D. Gl*) nur der Saftbehälter (*s. b*) und das Gefäss des Glockentheils (*Gl. g*), von der hintern Schwimmglocke (*Gl*) nur das Stielgefäss (*st. c*) dargestellt.

Fig. 35. *Abyla pentagona*, von links gesehen. Ganzes Thier gezeichnet, um die Lagebeziehungen der Anhänge darzustellen.

Fig. 36. Desgl., Vorderende des Stammes, von rechts gesehen, in etwas grösserem Maassstab (vgl. Fig. 34).

Fig. 37. *Diphyes quadrivalvis*, Vorderende des Stammes, von links gesehen (vgl. Fig. 34).

---

*Nachdruck verboten.*  
*Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Die Flossenstacheln von *Acanthias*.

Ein Beitrag zur Kenntniss der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier.

Von

Dr. F. Markert in Babenhausen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Giessen.)

---

Hierzu Tafel 46—49 und 10 Abbildungen im Text.

Sowohl unter den jetzt lebenden als unter den fossilen Elasmobranchiern giebt es eine Anzahl von Formen, deren Flossen, insbesondere Rückenflossen, mit kräftigen Stacheln bewaffnet sind. Von recenten Haifischen gehören hierher die Familie der *Cestraciontidae* mit ihrem wichtigsten Vertreter *Cestracion philippi* und zum weitaus grössten Theil die Familie der *Spinacidae* mit den Gattungen *Centrina*, *Acanthias*, *Centrophorus* und *Spinax*. Die Flossenstacheln der fossilen Elasmobranchier sind unter dem Namen der Ichthyodorulithen bekannt.

Die Flossenstacheln vorgenannter Thiere finden in den systematischen Beschreibungen fast immer Berücksichtigung, aber meist werden sie nur erwähnt, und nur selten ist der innere und feinere Bau dieser Organe zum Gegenstand der Beschreibung gemacht worden. Ein genaueres Eingehen auf denselben findet sich nur da, wo die Stacheln neben anderen Merkmalen zur näheren Charakterisirung einzelner Gattungen und Arten dienen, oder in den Arbeiten der Paläontologen, die den meist nur isolirt, d. h. von dem Körper ihres Trägers losgelöst vorkommenden Ichthyodorulithen zum Zwecke der scharfen Unterscheidung naturgemäss eine genauere Beschreibung widmen müssen. Die gesammte zoologische Literatur enthält über den Bau der Flossenstacheln, über ihre Histologie, ihre Entwicklung nur wenige und keineswegs ganz befriedigende Angaben, eine That-

sache, die auffallend erscheint, wenn man berücksichtigt, welch grosses Interesse man schon seit längerer Zeit den übrigen Hartsubstanzgebilden der Haut der Elasmobranchier entgegengebracht hat. So ist durch eine Reihe von z. Th. sehr eingehenden Untersuchungen festgestellt worden, dass die Hautschuppen und Hautstacheln der Elasmobranchier in gleicher Weise gebildet sind wie die Zähne dieser Thiere; man bezeichnet sie deshalb auch als Hautzähne. Nun liegt gewiss die Frage nahe, wie sich die zwar sehr viel grösseren, in ihrer äusseren Form aber nicht allzu sehr abweichenden Flossenstacheln zu den unzweifelhaften Hautzähnen verhalten. Sind auch sie als Hautzähne aufzufassen, so dass sie in den geschlossenen Kreis der oben genannten Zahnbildungen hineingehören, oder zeigen sie einen besonderen, von jenen abweichenden Bau? Falls ersteres zu bejahen sein sollte, so würde vielleicht die Erwartung berechtigt sein, dass die Kenntniss der inneren Organisation dieser durch ihre Grösse ausgezeichneten Gebilde geeignet ist, zum besseren Verständniss des Baues und der Bildung der anderen Hautgebilde und der Zahnbildungen im Allgemeinen etwas beizutragen.

Diese Fragen haben die in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Untersuchungen veranlasst. In denselben beschränkte ich mich zunächst auf die am leichtesten zu erlangenden Flossenstacheln des gemeinen Dornhaies, *Acanthias vulgaris* Risso, von denen das erforderliche Untersuchungsmaterial durch die K. preussische Biologische Anstalt auf Helgoland bezogen wurde.

Bei einem Versuch, einen Ueberblick über die vorhandene Literatur zu geben, welche sich mit den Flossenstacheln von *Acanthias* beschäftigt, kann ich mich sehr kurz fassen, besonders gilt dies, wenn ich alle Werke, in denen dieselben nur im Interesse der Systematik kurz erwähnt oder in ihrer äusseren Form gekennzeichnet sind, als für meinen Zweck bedeutungslos weglasse und mich nur auf die Arbeiten beschränke, in denen auch der innere Bau berücksichtigt wird.

Aus älterer Zeit sind als grundlegendes Werk in erster Linie die „Recherches sur les poissons fossiles“ von L. AGASSIZ <sup>1)</sup> anzuführen. Der erste Theil des 3. Bandes behandelt die Ichthyodorulithen, neben denen auch Flossenstacheln recenter Haie, u. a. diejenigen von *Acanthias* eingehend besprochen werden. AGASSIZ war der Erste, der die Ichthyodorulithen als Flossenstacheln fossiler Elasmobranchier erkannte und die falschen älteren Anschauungen berichtigte. Seine

1) L. AGASSIZ, Recherches sur les poissons fossiles, V. 3, 1833—1843.

Angaben sind von einer Reihe späterer Autoren, namentlich Paläontologen, in wenig oder gar nicht veränderter Weise übernommen worden, z. B. von DUMÉRIL<sup>1)</sup>, BRONN<sup>2)</sup> u. A., später sind sie von ZITTEL<sup>3)</sup>, QUENSTEDT<sup>4)</sup> u. A. durch neuere Beobachtungen an Ichthyodorulithen erweitert worden. Eine Zusammenstellung dessen, was aus ältern Arbeiten über die Flossenstacheln der Elasmobranchier, darunter auch von *Acanthias*, bekannt ist, giebt HUBRECHT<sup>5)</sup> in BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs. Eine Abhandlung von HANNOVER<sup>6)</sup> befasst sich in einem Theil eingehender mit dem Bau der Stacheln von *Acanthias* und weist auf die Aehnlichkeit mit dem früher von ihm beschriebenen Bau der Säugethierzähne hin. Er liefert ausserdem einige Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der Stacheln. Gelegentlich seiner Schilderung der unpaaren Flossen der Selachier behandelt auch PAUL MAYER<sup>7)</sup> in Kürze die Flossenstacheln, insbesondere der Spinaciden. Dieselben bestehen nach ihm aus Knorpel und haben nur einen dünnen Schmelzüberzug.

Die neueste zusammenfassende Darstellung über den Bau der Ichthyodorulithen hat JÄKEL<sup>8)</sup> gegeben. Er unterscheidet unter den dorsalen Flossenstacheln eine Anzahl von Typen, von denen der erste oder Cestraciontiden-Typus die Stacheln der Spinaciden mit umfasst.

Zum besondern Gegenstand einer Untersuchung hat die Flossenstacheln von *Acanthias* — neben dem Schwanzstachel von *Trygon* — meines Wissens nur BENDA gemacht und zwar in einer Abhandlung, deren Titel „Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier“<sup>9)</sup>

1) A. DUMÉRIL, Histoire naturelle des poissons, V. 1, 1865.

2) H. G. BRONN, Lethaea geognostica bearb. von BRONN u. RÖMER, 1851—1852.

3) K. A. ZITTEL, Handb. d. Paläontologie, Abth. 1, Paläozoologie, V. 3, 1887—1890.

4) F. A. QUENSTEDT, Handb. d. Petrefactenkunde, 3. Aufl., 1882 bis 1885.

5) A. A. W. HUBRECHT, Die Fische, in: BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 1, 1876, Lief. 1—4.

6) A. HANNOVER, Om Bygningen og Udviklingen af Skjæel og Pigge hos Bruskfisk, in: Dansk. Vid. Selsk. Skrifter, naturv. og math. Afd., V. 7, Kopenhagen 1867.

7) P. MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 6, 1886.

8) O. JÄKEL, Ueber Flossenstacheln oder Ichthyodorulithen im Allgemeinen, in: SB. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1890, p. 119—131. Mit 3 Figg.

9) in: Arch. Mikrosk. Anat., V. 20, 1882, p. 246.

diesen Inhalt kaum vermuthen lässt. Er giebt einen kurzen Ueberblick über Bau und Entwicklung und einige Abbildungen, welche einen Längsschnitt, einen Querschnitt und einige einzelne Theile darstellen. Auf seine Angaben werde ich an den betreffenden Stellen meiner Arbeit näher eingehen.

### Das Aeußere und der Bau des ausgewachsenen Flossenstachels.

*Acanthias vulgaris* trägt am vordern Ende seiner beiden Rückenflossen je einen langen, kräftigen und spitzen Stachel, der parallel der vordern Flossenkante schräg nach oben und hinten gerichtet ist. Wie in der Gestalt der Flossen selbst, so besteht auch zwischen ihren Stacheln ein deutlicher Unterschied, den AGASSIZ <sup>1)</sup> folgendermaassen schildert: „Cette (épine) de la dorsale antérieure est près de moitié plus courte que celle de la seconde dorsale; son bord antérieur est légèrement convexe, mais son bord postérieur est presque droit, elle est aussi plus obtuse que la seconde. Celle-ci est sensiblement arquée, dans toute sa longueur, et le sillon de son côté postérieur est très-évasé; les bords postérieurs des deux épines sont tranchans, tandis que le bord antérieur est arrondi. Il ne paraît pas y avoir des différences sexuelles dans la forme des épines; mais chez les jeunes elles sont moins pleines, c'est à dire, que les côtés sont moins arrondis, les bords plus saillans et la pointe plus effilée.“ Im inneren Bau stimmen vordere und hintere Flossenstacheln überein. Beide haben annähernd die Form einer sehr hohen, etwas gekrümmten, dreikantigen Pyramide mit einer nach vorn und zwei nach hinten gerichteten Kanten. Ein Querschnitt (Taf. 46, Fig. 2) zeigt die beiden vordern Seiten convex und die hintere, entsprechend der von AGASSIZ erwähnten Rinne, concav. Die Stacheln selbst stecken etwa zur Hälfte im Körper des Fisches, und man kann an einem isolirten Stachel (Taf. 46, Fig. 1) deutlich eine frei aus dem Körper herausragende Krone von einer in der Haut liegenden Wurzel unterscheiden<sup>2)</sup>. Die letztere (*w*) ist breit und stumpf und besteht aus einer gelblich-weissen, verhältnissmässig weichen und beim Trocknen einschrumpfenden Substanz. Die Krone (Taf. 46, Fig. 1 *kr*) ist spitz und, namentlich gegen die Wurzel hin, tief dunkelbraun gefärbt. Sie ist auf den

1) L. AGASSIZ, l. c. V. 3, p. 14.

2) Vgl. JÄKEL, 1890, p. 121.

beiden Vorderflächen von einer harten, stark glänzenden Schicht überkleidet, während die auf der hinteren, der Flosse zugekehrten Seite befindliche Rinne von einer weichen Haut ausgefüllt ist. Wo der harte, glänzende Ueberzug auf der Grenze von Krone und Wurzel in einer gebogenen Linie endigt, ist der Stachel mit der hier stark verdickten Körperhaut fest verwachsen. Diese Verwachungsstelle ist etwas in den Körper hineingezogen, so dass das untere Ende der Krone in eine taschenförmige Vertiefung der Körperhaut zu liegen kommt. Die erwähnte dunkle Färbung der Krone findet sich nur im Bereiche des harten, glänzenden Ueberzugs und ist an der Vorderkante, da wo diese aus dem Körper heraustritt, am dunkelsten; von hier an nimmt sie sowohl nach der Spitze als auch nach hinten hin ab. Die Spitze selbst erscheint, und zwar in Folge starker Abnutzung der oberflächlichen Schichten, rein weiss. Die Abnahme der Färbung von unten nach oben ist nicht gleichmässig, sondern es zeigen sich dunkle Streifen, die dem untern Rande des harten, glänzenden Ueberzugs der Krone parallel laufen. Das Vorhandensein feiner, flacher Wülste, die denselben annähernd entsprechen, bestärkt die Vermuthung, dass es Anwachsstreifen sind, die von einem periodischen Wachsthum des Stachels herrühren. Unter der Lupe erkennt man ferner oberflächlich noch ein System von feinen, parallelen Längslinien, welche den harten Ueberzug von der Basis bis zur Spitze durchziehen.

Um den inneren Bau des Stachels kennen zu lernen, wurde zunächst ein Medianschliff durch einen getrockneten und von den anhaftenden Weichtheilen befreiten Stachel eines ausgewachsenen *Acanthias* angefertigt. Die nach diesen Schliffen angefertigten Abbildungen (Taf. 46, Fig. 3 und 4) zeigen aus diesem Grund nur die Hartsubstanzen.

Im Innern befindet sich eine Höhle, welche unten am weitesten ist und nach oben zu immer enger wird, so dass sie an der Spitze nur noch ein enges Canälchen bildet (Taf. 46, Fig. 3 *ph*). Letzteres mündet in Folge der Abnutzung der Stachelspitze an dieser frei nach aussen. Am untern Ende ist die Stachelhöhle offen. Sie ist, wie schon von THACHER<sup>1)</sup> und P. MAYER<sup>2)</sup> abgebildet wurde, von einem Knorpelstab durchzogen, der sich vom vordersten Theil des Flossen-

1) J. K. THACHER, Median and paired fins, in: Trans. Connecticut Acad., V. 3, part 2, 1878.

2) P. MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier, 1886, tab. 18, fig. 5 u. 6.

skelets erhebt. Meine Abbildungen des Längsschliffs geben ihn nicht wieder, da er sich beim Schleifen nicht erhalten hatte.

Die Wandung des Flossenstachels ist von sehr ungleichmässiger Dicke; auf Grund des Längsschliffs lässt sich im Allgemeinen nur soviel angeben, dass sie an der Basis des Stachels sehr dünn ist und an der Spitze eine recht beträchtliche Stärke erreicht (Taf 46, Fig. 3). Die Hinterwand ist stets dünner als der gegenüberliegende Theil der Vorderwand, besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus einer einheitlichen Substanz und nimmt von der Basis bis zur Spitze ganz allmählich und gleichmässig an Dicke zu. In der Vorderwand macht sich dagegen ein Unterschied zwischen Krone und Wurzel, die sich hier scharf von einander absetzen, in hohem Maasse bemerkbar: im Bereiche der Krone ist sie bedeutend dicker und von anderer Beschaffenheit als in dem der Wurzel.

Schon unter der Lupe sieht man deutlich, dass die Hauptmasse des Stachels von einer Substanz gebildet wird, welche im Wesentlichen dem Dentin der Mund- und Hautzähne der Selachier gleicht, wie es hauptsächlich durch die Arbeiten von O. HERTWIG <sup>1)</sup>, KLAATSCH <sup>2)</sup> u. A. genauer bekannt geworden ist. Sie besteht aus einer nahezu homogenen Grundsubstanz, welche von vielen und stark verästelten Röhrchen durchzogen wird. Diese Röhrchen gehen von der inneren Stachelhöhle aus, die als Pulpahöhle (*ph*) bezeichnet werden muss. JÄKEL ist allerdings (l. c. p. 121) der Ansicht, „eine echte Pulpa sei sie zunächst nicht, weil von ihr nicht eigentlich die Bildung des Zahnes ausgeht, sondern von den zahlreichen Vasa, welche das Dentin der Wände durchziehen“, vielmehr „nur ein innerer, noch nicht zu Vasodentin verkalkter Hohlraum“. Ich werde später zeigen, dass diese Auffassung unbegründet ist.

Die Hinterwand des Stachels (Taf. 46, Fig. 3) besteht ausschliesslich aus dem erwähnten Dentin, und ebenso wird die Vorderwand in ihrem unteren Theile, soweit sie der Wurzel angehört, nur davon gebildet. Dagegen ist in ihr im Bereich der Krone nicht nur die Dentinschicht selbst von viel beträchtlicherer Dicke, sondern ihr liegt noch eine Schicht von etwas anderem Bau auf, die von einem weiten Längscanal durchzogen wird, und deren oberflächlichster Theil reich an

---

1) O. HERTWIG, Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier, in: Jena. Z. Naturw., V. 8, 1874.

2) H. KLAATSCH, Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe, in: Morph. Jahrb., V. 16, 1890.

**Pigment** ist. Dieses verursacht die dunkle Färbung der Stachelkrone. Ausserhalb dieser Pigmentschicht endlich findet sich eine dünne Lage von Schmelz, sehr ähnlich dem, wie er aus den Arbeiten über Mund- und Hautzähne der Selachier von diesen bekannt ist. Er zeichnet sich durch Farblosigkeit, starkes Lichtbrechungsvermögen sowie grosse Härte aus und bildet nebst der Pigmentschicht das Hauptmerkmal der Krone.

Der äusserlich (vgl. Taf. 46, Fig. 1) so sehr hervortretende Unterschied zwischen Krone und Wurzel ist also dadurch bedingt, dass eine die ganze Länge des Stachels einnehmende, einheitlich gebaute, nach oben sich verjüngende Dentinepyramide im Kronentheile an ihren Vorderseiten von einer pigmenthaltigen und ihrerseits von Schmelz bekleideten Schicht überzogen ist. Wir wollen im Folgenden die innere Dentinepyramide, welche die Hauptmasse des Stachels bildet, als den Stammtheil und die ihm auflagernden Schichten als den Mantel oder Manteltheil bezeichnen.

Zur Ergänzung des bis jetzt gewonnenen Bildes ziehen wir nunmehr Querschliffe heran.

Da es sich bei der Untersuchung der Längsschliffe als wünschenswerth herausgestellt hatte, dass neben den Hartsubstanzen auch so viel wie möglich die anliegenden Weichtheile erhalten blieben und der Untersuchung zugänglich gemacht wurden, wandte ich bei der Anfertigung der Querschliffe das sog. „Versteinerungsverfahren“ an, das zuerst von G. VON KOCH angegeben und neuerdings von RÖSE<sup>1)</sup> genauer beschrieben worden ist. Der in 70-proc. Alkohol conservirte Stachel wurde in Stücke von passender Länge zerlegt und in Paracarmin nach P. MAYER<sup>2)</sup> gefärbt. Die Stücke kamen dann nacheinander in steigenden Alkohol, Chloroform und endlich in eine Lösung von Canadabalsam in Chloroform. Letzteres wurde darauf durch sehr langsames Verdunsten entfernt, bis die in den jetzt fest gewordenen Balsam eingeschlossenen gefärbten Stücke „versteinert“ und zum Schleifen geeignet waren.

Die Textfiguren A—E geben, etwas schematisirt, einige dieser Querschliffe in der Reihenfolge von unten nach oben wieder. Nahe dem untern Ende des Stachels (Fig. A) zeigt die Hartsubstanz einen nahezu hufeisenförmigen Querschnitt und lässt die Hinterseite der

1) C. RÖSE, Ueber die v. KOCH'sche Versteinerungsmethode, in Anat. Anzeiger, V. 7, 1892, p. 512 ff.

2) P. MAYER, Ueber das Färben mit Carmin, Cochenille und Hämatein-Thonerde, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, V. 10, 1891/93, p. 491.

Stachelhöhle offen. Erst im Bereich der höher geführten Schiffe (Fig. B—E) schliesst sie sich und bildet ein Rohr, dessen Querschnitt die Form eines schwach dreikantigen Ringes hat; die Hinterseite erscheint etwas eingedrückt (Fig. B). Das Lumen dieses ringförmigen Querschnitts wird entsprechend der Zuspitzung des Stachels und der immer mehr zunehmenden Stärke seiner Wandungen nach oben hin immer kleiner, bis es an der Spitze (Fig. E) nur noch einen engen Canal darstellt.

Der in der Stachelhöhle liegende Knorpelstab erscheint auf dem Querschnitt annähernd kreisrund und liegt auf unserem untersten

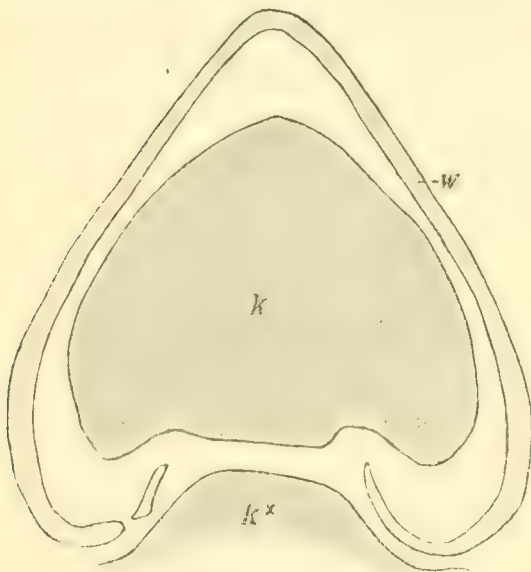


Fig. A. Querschnitt durch den unteren Theil der Wurzel eines ausgewachsenen Stachels von *Acanthias* (vergr.). *k* Stachelknorpel, *k\** Flossenknorpel, *w* Hartschubstanz.

Schliff (Fig. A) dem dahinter liegenden Flossenknorpel sehr nahe; auf einem noch tiefer gelegenen Querschliff würde er vollständig mit ihm vereinigt sein. Nach oben hin werden die Knorpelstabquerschnitte kleiner und verschwinden zuletzt. Niemals füllen sie die Höhle der Hartschubstanz völlig aus, sondern sind von der Wand derselben stets durch Bindegewebe und Gefässe getrennt.

Halten wir beim Vergleich der verschiedenen Querschnitte diejenigen durch die Wurzel (Fig. A u. B) denen durch die Krone (Fig. C, D, E) gegenüber, so zeigt sich aufs deutlichste, dass der

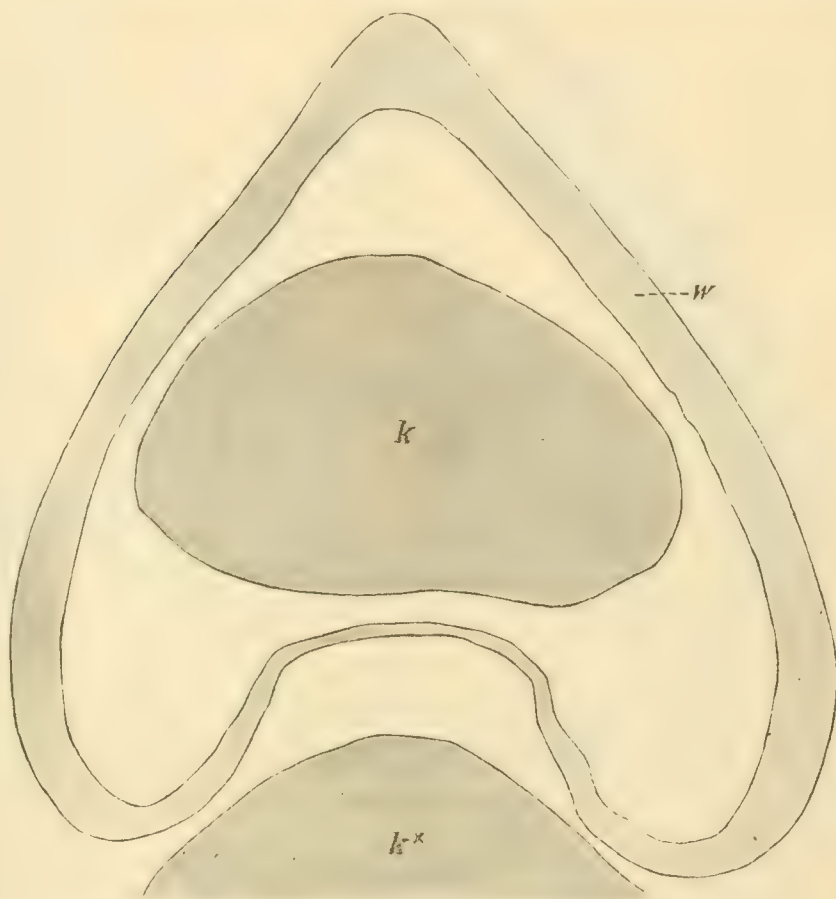
Unterschied auf dem abweichenden Verhalten der Vorderwand beruht.

An dem dreieckig-ringförmigen Querschnitt der Wurzel (Fig. A u. B) bemerken wir, dass die Wandung derselben an verschiedenen Stellen von ungleicher Dicke ist. Am dünnsten ist — soweit sie nicht, wie in den untersten Schiffsen, ganz fehlt — die Hinterwand, besonders ihr mittleres Drittel, das ausserdem noch durch den von hinten her nahe herantretenden Flossenknorpel etwas nach innen gedrückt erscheint. Nach den Seiten hin nimmt die Hinterwand etwas an Dicke zu und geht allmählich in die beiden Vorderwände über, welche eine beträchtlichere und im Allgemeinen gleichmässige Stärke haben; nur an der schärferen vorderen und den beiden stumpferen hinteren Kanten schwellen sie stärker an.

Im Bereiche der Krone (Fig. C—E) besteht die Stachelwand zunächst aus dem inneren, die Stachelhöhle mit dem Knorpelstab vollständig umschliessenden Stammtheil. Sein ringförmiger Querschnitt hat in Bezug auf Form und Zusammensetzung dieselbe Beschaffenheit wie derjenige durch die Wurzel. Nur ist seine Wand bedeutend stärker und sein Lumen wesentlich enger geworden.

Seinen Vorderseiten liegt der Mantel auf, der der Hauptsache nach aus einer von Canälen durchzogenen Substanz besteht, welche

Fig. B. Querschliff durch den mittleren Theil der Wurzel eines ausgewachsenen Stachels von *Acanthias* (stärker vergrössert als Fig. A). *k* Stachelknorpel, *k\** Flossenknorpel, *w* Hartschubstanz.



nach aussen hin in die von den Längsschliffen her bekannte Pigmentschicht übergeht. Der farblose, harte Schmelz bildet eine dünne Decke. Die Canäle erscheinen als meistens ovale, hier und da mit einander in Verbindung stehende Oeffnungen, welche in einer der Oberfläche des Stammtheils parallelen Reihe angeordnet sind. Ziehen wir noch einen Tangentialschliff (Taf. 46, Fig. 9) heran, so erkennen wir, dass die Canäle (*pc*) ein Netzwerk bilden, das hauptsächlich aus sehr zahlreichen Längscanälen besteht, welche durch kurze Quercanäle mit einander verbunden sind. Von ihm rühren die oben (S. 669) beschriebenen

Längslinien an der Oberfläche der Stachelkrone her. Auf der Grenze von Wurzel und Krone stehen die Längscanäle mit dem den Stachel umhüllenden Corium in Verbindung, was sich an Längsschnitten durch entkalkte Stacheln leicht nachweisen lässt. Die Canäle sind von wechselnder Weite, immer aber zeichnet sich jederseits ein Canal, der nahe dem Rande des Mantels hinzieht und als „Randcanal“ bezeichnet werden mag, durch seine besondere Weite und durch die etwa dreieckige Gestalt seines Querschnitts vor den übrigen aus.

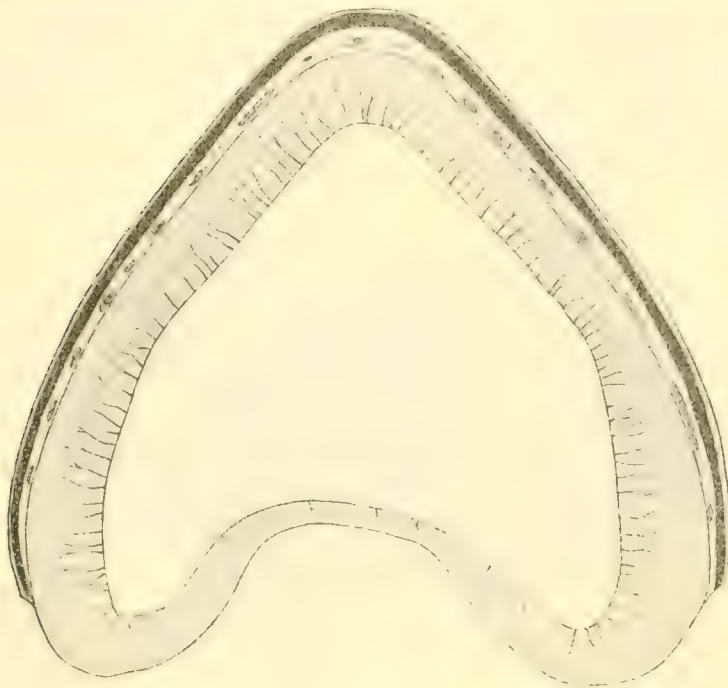


Fig. C. Querschliff durch den unteren Theil der Krone von einem ausgewachsenen Stachel von *Acanthias*. Dem Stammtheil liegt auf den beiden vorderen Seiten der aus drei Schichten bestehende Mantel auf (Vergr. wie Fig. B).

Das Canaletz liegt nicht auf der Grenze zwischen dem Stamm und dem Mantel, sondern gehört dem letzteren an und wird von dem ersteren durch eine dünne, aber überall deutlich erkennbare und in den Seitentheilen beträchtlich dickere Schicht von Mantelsubstanz getrennt. Ich muss das BENDA gegenüber betonen, welcher (p. 260) behauptet, dass die „Gefässcanäle . . die Grenze zwischen den beiden

Dentinarten noch im fertigen Stachel bezeichnen.“ Nach seiner Auffassung ist der Stachel nämlich aus einem eigentlichen, von Dentin gebildeten Stachel und einer gleichfalls aus Dentin bestehenden Placoidschuppe zusammengesetzt. Letztere, welche wie „ein halber Kegelmantel“ den Stachel überdeckt, entspricht dem grösseren Theil unseres „Mantels“, der Stachel aber unserem „Stamm“.

Nahe der Grenze von Krone und Wurzel (Fig. C) bildet der Mantel nur eine dünne Decke, welche die vordern Wände des Stammtheils in gleichmässiger Stärke überzieht. Gegen die Spitze des Stachels hin (Fig. D u. E) wird er im Allgemeinen etwas dicker, behält aber im Uebrigen dieselbe Beschaffenheit bei.

Die seitlichen Partien des Mantels, welche den oben erwähnten „Randcanal“ umschliessen, sind überall bedeutend verdickt und erzeugen dadurch an den hintern Kanten der Krone jederseits einen kielartigen Vorsprung, auf dessen Anwesenheit es beruht, dass diese Kanten im Bereiche der Krone viel schärfer sind als in dem der Wurzel, wo kein Mantel vorhanden ist. Auf den Querschliffen fehlen diese Vorsprünge allerdings meistens, doch rührt das nur daher, dass sie in Folge der Sprödigkeit ihrer Substanz beim Schleifen leicht zerbröckeln und abspringen.

Fig. D.

Fig. E.



Fig. D. Querschliff durch den mittleren Theil der Krone eines ausgewachsenen Stachels von *Acanthias*. Die Rinne der Hinterseite ist von Bindegewebe erfüllt. *r* Randcanal (Vergr. wie Fig. B).

Fig. E. Querschliff durch die Spitze eines ausgewachsenen Stachels von *Acanthias*. *r* Randcanal (Vergr. wie Fig. B).

Auf einem Schliff, der nahe der Spitze des Stachels geführt ist (Taf. 46, Fig. 8), ist die Wand sehr mächtig, und der innere Hohlraum (*ph*) erscheint nur noch als ein in der Mitte gelegenes, enges Röhrchen. Die oben erwähnte Abnutzung der vordern Stachelkante macht sich hier deutlich bemerkbar (*a*); es hat sich an Stelle derselben eine raue Fläche gebildet, in welche der Farbstoff bis zu einiger Tiefe einzudringen vermochte, während die übrige Substanz des Stachels ungefärbt geblieben ist.

### Der mikroskopische Bau der Flossenstacheln.

Der Stammtheil wird, wie schon bemerkt, ausschliesslich von Dentin gebildet. Dasselbe besteht zunächst aus einer hyalinen,

nahezu homogenen Grundsubstanz. Dieselbe zeigt nur eine schwache, concentrische Streifung, welche ihre Entstehung ohne Zweifel einem periodischen Wachsthum verdankt. Die innerste, die Pulpahöhle unmittelbar umgebende Schicht dieser Grundsubstanz ist durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen von der des übrigen Dentins unterschieden und erscheint deshalb auf den Querschliffen unter dem Mikroskop als ein heller Saum, welcher das Dentin nach innen zu abgrenzt (Taf. 46, Fig. 5 *ri*). Man kann sie als innere Randschicht bezeichnen, doch soll damit nicht gesagt sein, dass es eine besondere Substanz ist; vielmehr ist es nur der etwas abweichend sich verhaltende, zuletzt gebildete, wahrscheinlich noch unverkalkte Theil des Dentins, der später dieselbe Beschaffenheit erhält wie die übrige Grundsubstanz.

In die Grundsubstanz dringen von der Pulpahöhle aus längere oder kürzere Röhren ein und verästeln sich (Taf. 47, Fig. 10 *dr*). Da sie in den „Versteinerungspräparaten“ den Farbstoff meist gut aufgenommen haben, kann man ihre reiche Verzweigung an solchen gut beobachten. Sie erreichen natürlich ihre grösste Länge da, wo das Dentin am stärksten entwickelt ist, also an den beiden hinteren Stachelkanten, und hier zeigt sich auch die Art und Weise der Verzweigung am schönsten (Taf. 47, Fig. 11). Sie verlaufen von der Pulpahöhle aus meist gerade, je feiner aber ihre Zweige werden und je mehr sie in die äusseren Schichten vordringen, desto mehr Biegungen und Knickungen treten auf.

An den concentrischen Wachsthumstreifen der Grundsubstanz zeigen die Röhren meist eine besonders starke Ablenkung und Knickung. An einigen Stellen glaube ich ganz bestimmt beobachtet zu haben, dass auch netzförmige Verbindungen der einzelnen Aeste unter einander vorkommen (vgl. BENDA, p. 265). Dieselben sind jedoch selten und nur schwer als wirkliche Verbindungen von gelegentlichen Kreuzungen der Aeste zu unterscheiden.

Versucht man auf einem Querschliff (Taf. 46, Fig. 5 u. 6) ein Dentinröhrchen von der Pulpahöhle aus nach aussen bis in seine letzten Ausläufer hinein zu verfolgen, so findet man, dass es nicht die ganze Wand des Stammtheils durchsetzt, sondern in einer Schicht ausläuft, die sich erheblich von den eben beschriebenen unterscheidet. Es ist auch hier eine hyaline Grundsubstanz vorhanden, aber es fehlen ihr sowohl die concentrischen Streifen als auch die in radiärer Richtung sie durchziehenden Dentinröhrchen. Solche gehen nur ganz vereinzelt durch sie hindurch, worauf ich später noch eingehen werde. Dagegen lässt sie eine grosse Anzahl von kleinen Kreisen und Punkten erkennen,

welche regellos in ihr zerstreut sind. An der entsprechenden Stelle zeigen Längsschliffe eine feine, längs verlaufende Streifung, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die auf dem Querschnitt gesehenen Punkte und Kreise der Ausdruck einer Faserung sind und dass wir berechtigt sind, diese Schicht als Längsfaserschicht (Taf. 46, Fig. 4—7 *l*) zu bezeichnen. Sie ist, besonders in den oberen Stacheltheilen, bedeutend dünner als der nach innen zu gelegene Theil des Dentins und bildet auf dem Querschnitt eine überall gleich breite, ringförmig geschlossene Zone. Auch BENDA beschreibt dieselbe, schildert sie aber als granulirt (p. 261).

Nach aussen von ihr liegt noch eine dritte Zone von etwa derselben Breite (Taf. 46, Fig. 4—7 *cp*). Sie zeigt im Wesentlichen dieselbe Beschaffenheit wie der nach innen zu gelegene Theil des Dentins, d. h. sie besteht aus einer concentrisch gestreiften Grundsubstanz, die von verästelten Röhrchen durchzogen wird. Letztere nehmen aber ihren Ursprung an der äusseren Begrenzung des Stammtheils, verlaufen in centripetaler Richtung und endigen, von aussen in dieselbe eintretend, ebenfalls in der mittleren Längsfaserschicht, wie es bereits von BENDA richtig geschildert worden ist (p. 260). Diese äusserste Dentinschicht des Stammtheils umzieht denselben jedoch nicht vollständig, sondern lässt etwa das mittlere Drittel seiner Hinterseite frei. Dies trägt mit dazu bei, dass die hintere Stachelwand dünner bleibt (Taf. 46, Fig. 5 *h*).

Entsprechend der geringen Dicke dieser Schicht sind die Röhrchen bedeutend kürzer als die der inneren Dentinschicht, aber sie sind auch sehr viel weniger zahlreich. Sie stehen nicht so dicht und sind in ihrem basalen Theil auch lange nicht so weit wie diejenigen der inneren Schicht. Die Art der Verzweigung ist genau die gleiche, nur ist der Raum für die Ausbildung einer reichen Verästelung, wie wir sie namentlich an den Verstärkungen der Hinterränder des Stammtheils beobachteten, nicht ausreichend.

Der Stammtheil lässt darnach drei deutlich von einander unterschiedene, aber nicht scharf von einander getrennte Schichten erkennen. Von denselben zeigen die innerste (*cf*) und die äusserste (*cp*) die gewohnte Dentinstructur und sind von stark verästelten Röhrchen durchzogen, von denen die der inneren Schicht centrifugal, die der äusseren centripetal verlaufen, während die mittlere Schicht (*l*), in welcher die Dentinröhrchen von aussen und innen zusammentreffen, aus Längsfasern besteht.

Der dem Stammtheil im Bereiche der Stachelkrone aufliegende

Mantel (Taf. 46, Fig. 5—7 *m*, und Taf. 47, Fig. 12 *m*) ist, wie bereits erwähnt, nicht durch einen scharfen Contour von ersterem getrennt, doch beobachtet man nach Färbung mit Hämatoxylin und Fuchsin an Schnitten durch entkalkte Stacheln einen deutlichen Färbungsunterschied, indem sich der Mantel stark dunkelblau, der Stamm dagegen nur schwach färbt. An ungefärbten Präparaten kommt eine Abgrenzung der beiden Haupttheile des Stachels nur durch das eigenthümliche Verhalten der Dentinröhrchen zu Stande. Diejenigen Dentinröhrchen nämlich, welche dem Mantel angehören, kommen aus dem schon mehrfach besprochenen Canalnetz des Mantels (Taf. 47, Fig. 12 *pc*).

Die Grundsubstanz des Mantels zeigt nur in der nächsten Umgebung der Canäle die klare, homogene Beschaffenheit und concentrische Streifung wie das Dentin des Stammes (Taf. 46, Fig. 6 u. 7, Taf. 47, Fig. 12 *dh*). In sie hinein gehen von den Canälen gröbere Röhrchen, welche meistens zunächst ziemlich gerade verlaufen, dann aber, ähnlich wie die Röhrchen des Stammtheils, sich verzweigen, Biegungen und Knickungen erleiden und dabei immer dünner werden (Taf. 47, Fig. 12 *dr*).

Die meisten dieser Röhrchen gehören ausschliesslich dem Mantel an und durchziehen ihn nach allen Richtungen, zu einem sehr grossen Theile auch in longitudinaler, so dass man auf Querschliffen zahlreiche punktförmige Durchschnitte derselben antrifft. Verfolgt man aber den Verlauf derjenigen, welche in der Richtung gegen den Stamm hinziehen, so erkennt man, dass manche unter ihnen nicht an der Grenze des Mantels Halt machen, sondern, nicht selten nach mehrfachen Knickungen und Windungen (Taf. 47, Fig. 12 *dr\**), in den Stamm eintreten und sich hier ganz wie die centripetalen Röhrchen verhalten, nämlich sich verästeln und in der Längsfaserschicht endigen.

Es entsteht Angesichts dieser Thatsache, die leicht mit Sicherheit festgestellt werden kann, naturgemäss die Frage, ob nicht etwa die centripetalen Röhrchen der äusseren Stammschicht sämtlich in dieser Weise von den Canälen des Mantels ausgehen. Zwar scheinen auf den Querschnitten die meisten an der Grenze von Mantel und Stamm ihren Ursprung zu nehmen, doch schliesst das nicht aus, dass sie dennoch aus dem Mantel kommen: sie können offenbar unter scharfen Knickungen eine Strecke weit auf der Grenze verlaufen sein. Aber ich glaube doch zeigen zu können, dass nicht alle centripetalen Röhrchen aus dem Mantel stammen, sondern dass ein Theil von ihnen wirklich von der Aussenfläche des Stammes ausgeht. Dafür spricht zunächst die Thatsache, dass viel weniger Dentinröhrchen im Mantel

auf den Stamm zutreten, als centripetale Röhrchen in diesem vorhanden sind — man müsste denn annehmen, dass jene sich während des Verlaufs längs der Grenze sehr stark verästeln —, besonders aber der Umstand, dass die centripetalen Röhrchen sich an den Stellen des Stammes, welche nicht vom Mantel überkleidet sind, also in der Hinterwand der Krone und in der Wurzel, sich nach Zahl und Aussehen wesentlich ebenso verhalten. Auch erfolgt der Eintritt der centripetalen Röhrchen in den Stamm immer genau längs der Grenze, die zwar an Schliffen nicht als eine scharfe Trennungslinie ausgebildet ist, an gefärbten Schnitten durch entkalkte Stacheln aber deutlich hervortritt, da Mantel und Stamm sich nicht ganz gleich färben. Es kann daher trotz des Ueberganges gewisser Dentinröhrchen aus dem Mantel in den Stamm kein Zweifel darüber bestehen, dass diese als zwei wesentlich unterschiedene Theile des Stachels anzusehen sind.

Die äusserste Schicht des Mantels ist durch einen grossen Reichtum an dunklem Pigment ausgezeichnet und verdient mit dem besonderen Namen Pigmentschicht belegt zu werden, da sie sich nicht nur auf dickeren Schliffen und bei schwächerer Vergrösserung (Taf. 46, Fig. 4—7 *pi*) als eine gleichmässig schwarze, ziemlich scharf abgegrenzte Schicht darstellt, sondern auch, wie wir sehen werden, einen von dem des tieferen Manteldentins abweichenden Bau besitzt. Betrachtet man allerdings dünnere Querschliffe bei stärkerer Vergrösserung (Taf. 47, Fig. 12 *pi*), so lässt sich eine scharfe Grenze gegen jenes nicht nachweisen. Man erkennt dann als besonders charakteristisch, dass in der Pigmentschicht und den an sie grenzenden Theilen des Mantels zahlreiche, ungleich grosse, rundliche Flecke (*fb*) vorhanden sind, welche durch eine homogene Substanz von einander getrennt sind. Dieselben sind regellos angeordnet und werden meist von Pigmentkörnchen derart rings umlagert, dass sie sich schon bei schwächeren Vergrösserungen als scharf umschriebene Kreise bemerklich machen. Wie BENDA an Querschnitten „durch die unteren Partien des Placoids“ schon richtig erkannt hat (p. 262), sind es „Querschnitte mit [in ?] die Verkalkung eintretender Bindegewebsbündel“ oder, sagen wir einstweilen lieber, Faserbündel. Das ergibt sich deutlich, wenn man Längsschliffe vergleicht (Taf. 46, Fig. 3, 4 *pi*). An der entsprechenden Stelle des Stachels nimmt man eine blasse Längsstreifung wahr (s. auch BENDA's fig. 9, tab. 16), die allerdings nicht leicht zu sehen ist, weil sehr dünne Längsschliffe nicht herzustellen sind und an dickeren das Pigment vieles verdeckt.

Es ist also auch im Mantel eine Längsfaserschicht vorhanden;

dieselbe liegt aber nicht wie im Stamm zwischen zwei Dentinschichten, sondern oberflächlich, unmittelbar unter der äussersten Stachelschicht, dem Schmelz (Taf. 46, Fig. 3—8, Taf. 47, Fig. 12 s). Dieser ist durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und, wie die vielen beim Schleifen entstehenden Risse und Sprünge beweisen, durch grosse Härte und Sprödigkeit ausgezeichnet. Er zeigt eine dichte, senkrechte Streifung, doch ist eine Zusammensetzung aus Prismen nicht nachweisbar. Die Streifung scheint vielmehr von feinen Fasern herzurühren; dieselben sind in der Tiefe alle nach den verschiedensten Richtungen bogenförmig gekrümmt und bilden ein dichtes Geflecht, in dem es mir unmöglich war, eine einzelne Faser zu verfolgen; ebenso wenig vermag ich eine scharfe innere Grenze des Schmelzes zu erkennen, da seine Fasern in die Pigmentschicht des Mantels auslaufen (Fig. 12).

### Die Entwicklung der Flossenstacheln.

Ueber die Entwicklung der Flossenstacheln von *Acanthias* finden sich in der oben schon angeführten Schrift von HANNOVER<sup>1)</sup> einige Angaben. Derselbe hat die Stacheln eines jungen Dornhaies von 5 Zoll Länge, der noch einen grossen Dottersack trug, untersucht. Der Stachel, der hier die Länge von etwa 4—5 mm besass, hatte die Form „einer sehr spitzen Düte und bestand aus einer dünnen Schale, welche den Stachelkeim überkleidete“. Er weist auf die grosse Aehnlichkeit zwischen dem Stachelkeim und dem in einer früheren Arbeit von ihm beschriebenen Zahnkeim von Säugethieren hin und kommt bei einer eingehenderen Vergleichung zu der Annahme, dass sich beide Bildungen auf dieselbe Weise entwickelt haben. Der jüngste Theil ist in beiden Fällen die Basis, der älteste die Spitze. Die Basis des Stachelkeims besteht aus kleinen, runden Zellen mit rundem, ovalem oder eckigem Kern, später verlängern sich diese, und es bildet sich allmählich eine fasrige Structur aus. Das ungenügende Material gestattete es jedoch HANNOVER nicht, die Sache weiter und genauer zu verfolgen.

BENDA (1882, p. 258) giebt eine ziemlich ausführliche Darstellung der Entwicklung des *Acanthias*-Stachels, die ich zum grossen Theil wörtlich hierher setzen will: „Aus den Spindelzellen über dem Flossenstrahl differenzirt sich eine kappenartige Schicht von Odontoblasten,

---

1) A. HANNOVER, 1867, p. 516.

während die unmittelbar an den Knorpel stossenden Zellenlagen in die Bildung gefässführenden Bindegewebes eintreten, das dazu bestimmt ist, gleichzeitig die Gefässpapille des Hautzahnes und das Perichondrium darzustellen. Dieses Bindegewebe schlägt sich an dem unteren Rande der Odontoblastenschicht sattelförmig um und hüllt so, indem auch die aussen gelegenen Spindelzellen Bindegewebe bilden, die Odontoblasten allseitig ein. In einem nächsten Stadium beginnt die Odontoblastenschicht zuerst an der Spitze einen sich sehr schnell über die ganze Oberfläche des Flossenstrahles herüberziehenden Dentinmantel zu bilden. Entsprechend der eigenthümlichen Lage der Odontoblasten zu ihrer Papille erfolgt diese Ablagerung aber nicht an der Oberfläche der Schicht, sondern in ihre[r] Mitte, so dass die Schicht durch das von ihr gebildete Dentin in zwei Lamellen gespalten wird, die an dem unteren Rande des Dentins in einem Ringe wieder sattelförmig mit einander communiciren. . . . Im weiteren Wachsthum eilt nun der Stachel der Flosse voraus. Hierdurch hebt er die Haut, durchbohrt sie aber nicht eigentlich, sondern reisst sich mit der Hautdecke, die ihn bis zur Spitze an seinen Vorder- und den Seitenflächen überzieht, von der Flosse in der hinteren Region der äusseren Odontoblastenlamelle vor.“ Diese nicht ganz leicht verständliche Schilderung bezieht sich auf die Entwicklung des von mir als Stamm bezeichneten Theiles des Stachels. Sie ist, wie sich bei einem Vergleich mit meinen Befunden herausstellen wird, nicht aus Beobachtungen an einer fortlaufenden Reihe von Entwicklungsstadien abgeleitet, sondern augenscheinlich aus der Anatomie des ausgebildeten Stachels construirt. B. fährt dann fort: „Nun beginnt in diesem Hautzipfel, dessen Placoidodontoblasten mit denen des Stachels, jetzt also mit der äusseren Lamelle in Communication getreten sind, von der Spitze her die Placoidbildung. Die etwas schwierigen Verhältnisse dieses Placoids sind wohl so zu deuten, dass wir es uns als eine halbe kolossale Placoidschuppe des HERTWIG'schen Schemas vorstellen, in deren Pulpa der Flossenstachel liegt. . . . Wenn an der Spitze im Fortschritt des Wachstums sich das Placoiddentin in immer grösserer Ausdehnung an das Dentin des Stachels anlegt, obliterirt die zwischen ihnen befindliche Pulpahöhle bis auf die Gefässcanäle, die dann die Grenze zwischen den beiden Dentinarten noch im fertigen Stachel bezeichnen.“

Endlich ist noch zu erwähnen, dass PAUL MAYER (1886) in seiner Abhandlung über die unpaaren Flossen der Selachier zwei Abbildungen giebt, welche Entwicklungsstadien des Stachels von *Centrophorus* (?)

darstellen (tab. 17, fig. 15 u. 21), und ferner einen Querschnitt durch den unteren Theil der Stachelanlage von *Centrina* (tab. 17, fig. 20).

Meine Untersuchungen betreffen im Wesentlichen Stacheln von vier verschiedenen Entwicklungsstadien, die der Kürze halber mit den Buchstaben A—D bezeichnet werden sollen. Sie umfassen den Theil der Stachelentwicklung von dem ersten Eintritt der Veränderungen in Epidermis und Corium bis zur fertigen Anlage der im ausgewachsenen Zustande vorhandenen Theile. Durch Stacheln auf diesen verschiedenen Stufen der Entwicklung wurden theils Längs-, theils Längs- und Querschnitte angefertigt, welche das Stadium ihres inneren Baues sowie die Verfolgung der nach und nach eintretenden Veränderungen, Neubildungen u. s. w. ermöglichten. Liessen sich die jüngeren Stacheln, besonders diejenigen des Stadiums A, bei dem gänzlichen Mangel jeglicher Hartsubstanz ohne weiteres einbetten und schneiden, so erwies es sich für die älteren als nothwendig, sie vorher mit Hülfe von salpetersaurem Alkohol (1 Vol. reine Salpetersäure auf 9 Vol. 70-proc. Alkohol) zu entkalken.

Die Tinction bestand zunächst nur in einer Durchfärbung mit MAYER'schem Carmin; da sich dieselbe aber als unzureichend herausstellte, so wurde von Stadium B an noch nachträglich eine Schnittfärbung mit Hämatoxylin und Fuchsin, versuchsweise auch mit Thionin und Fuchsin vorgenommen. Die Einbettung geschah in Paraffin; nur für die Anfertigung der schon verhältnissmässig grossen Längsschnitte durch einen Stachel vom Stadium D erwies sich eine solche in Photoxylin als brauchbarer.

In Fig. 13 auf Taf. 47 ist ein medianer Sagittalschnitt durch den vor der Rückenflosse eines *Acanthias* vom Stadium A gelegenen Theil abgebildet. Unmittelbar vor der Flosse liegt eine knopfartige Anschwellung, die man leicht bei äusserer Betrachtung für die Kappe halten könnte, welche die Stachelanlage später umschliesst. Damit hat sie jedoch nichts gemein. Sie verschwindet bald wieder und erst viel später, im Stadium D, tritt die eigentliche Stachelkappe auf, die sich in Folge des Wachsthum des Stachels immer weiter aus dem Körper herauschiebt. Später wird diese Kappe durchbrochen, so dass die Stachelkrone frei wird und die Körperhaut nur noch einen kleinen Wall am Grunde derselben bildet.

In dem eben erwähnten Sagittalschnitt (Taf. 47, Fig. 13) sehen wir das aus einem zellenreichen Bindegewebe bestehende Corium (*cu*) der Flosse, in ihm das obere Ende des Stachelknorpels (*kn*), dessen noch nicht völlig ausgebildetes Knorpelgewebe an der Spitze ohne Grenze in die

Coriumzellen übergeht, und darüber die mehrschichtige Epidermis (*ep*). Diese senkt sich dicht vor dem Knorpel in Gestalt eines durch eine dünne Bindegewebslage von diesem getrennten soliden Zapfens (*so*) tief in das Corium ein <sup>1)</sup>. Auch äusserlich macht sich diese Stelle durch eine seichte, sattelförmige Rinne (*er*) bemerklich, welche eben den davor liegenden Theil knopfartig sich absetzen lässt. Etwas trägt zur Vertiefung dieser Rinne noch bei, dass die Epidermis in ihrem Bereiche etwas dünner ist als in der Umgebung. An der dem Knorpel zugewandten Seite des Zapfens sind die Zellen, welche die Fortsetzung der Schleimschicht bilden, etwas höher und bilden eine gegen die übrigen Zellen des Zapfens scharf abgegrenzte Schicht (*se*). Es besteht darin eine Uebereinstimmung mit dem Verhalten, wie wir es bei der Anlage des Schmelzorgans bei Zahnanlagen finden. Spätere Beobachtungen bestätigen denn auch, dass der in das Bindegewebe eindringende Epidermiszapfen das Schmelzorgan und die veränderte Schleimschicht desselben das Schmelzepithel in ihrem ersten Auftreten darstellen. Das dem letzteren anliegende Bindegewebe zeichnet sich vor dem des übrigen Coriums dadurch aus, dass seine Kerne zahlreicher und dichter aneinander gelagert sind. Hinter dem Knorpelstab, mitten im Bindegewebe, bemerkt man ein gegen dieses nicht scharf abgegrenztes Häufchen einer in den Präparaten fast ungefärbt gebliebenen, längsfasrigen Substanz (*fs*). Es ist dies, wie sich mit voller Bestimmtheit erst aus der Untersuchung älterer Stadien ergibt, die erste Anlage der Hartschubstanz des Stachels. In welchem Verhältniss ihre Fasern zu den Bindegewebsfasern des Coriums stehen, habe ich an den Präparaten dieses Stadiums nicht feststellen können.

Da mir Querschnitte durch das Stadium A fehlen, wende ich mich einem medianen Sagittalschnitt durch die Anlage eines Stachels vom Stadium B zu, das wesentlich älter ist. Die einzelnen Theile haben durch Wachsthum an Länge und Stärke zugenommen (Taf. 47, Fig. 14). Das gilt in erster Linie von dem Knorpelstab (*kn*), der hier wieder die Axe der ganzen Anlage bildet. Die Epidermis (*ep*) ist an Zellenlagen reicher und in Folge dessen dicker geworden, über der Stachelanlage aber noch immer etwas dünner. Die Rinne ist jedoch fast ganz verschwunden und mit ihr der Knopf vor derselben. Das

1) PAUL MAYER (1892, p. 280) ist der Erste, der dieses Gebilde erwähnt. Er findet bei *Centrophorus* (?) eine „Hautfalte“, welche sich einstülpt und den Schmelz erzeugt, und bildet sie tab. 17, fig. 15 ab.

Schmelzorgan (*so*) ist bedeutend länger und erstreckt sich bis etwa zur Mitte des Knorpelstabs, hat aber an Dicke nur sehr wenig zugenommen. Das Schmelzepithel (*se*) besteht jetzt aus sehr hohen, sich schwächer färbenden Cylinderzellen, die regelmässig neben einander liegen. Die hinter dem Knorpelstab gelegene Hartsubstanz (*hi*), deren erstes Auftreten wir schon beim Stadium A beobachtet hatten, erstreckt sich tiefer in den Körper hinein und reicht bis etwas über die halbe Länge des Knorpelstabs, also etwa so weit wie auf der Vorderseite das Schmelzorgan. Aber nicht nur an dieser Stelle ist auf diesem Stadium Hartsubstanz vorhanden, sondern solche ist jetzt auch vor dem Knorpelstab, am Schmelzepithel entlang entstanden (*ha*). Sie ist an der Spitze am stärksten entwickelt, wird nach unten hin allmählich schmaler und fehlt am grössten, unteren Theil des Schmelzepithels fast vollständig. Beide Hartsubstanzen, die wir vorläufig als die vordere und die hintere unterscheiden wollen, vereinigen sich an der Spitze mit einander; nur einzelne Bindegewebszellen deuten noch darauf hin, dass hier früher eine Trennung vorhanden gewesen ist. Der zwischen beiden Substanzen liegende Raum ist jetzt als Pulpahöhle (*ph*) zu bezeichnen. In ihrer Axe liegt der Knorpelstab (*kn*), von Bindegewebe und weiten, dünnwandigen Blutgefässen (*bg*) umgeben.

Ein Stachel vom Stadium C lässt auf einem medianen Sagittalschnitt die eben beschriebenen Theile auf einer merklich höheren Stufe der Entwicklung erkennen (Taf. 47, Fig. 15). Der Stachelknorpel (*kn*) zeigt jetzt an Stelle des früher vorhandenen embryonalen Gewebes echtes, ausgebildetes Knorpelgewebe, das von einer bindegewebigen Scheide, dem Perichondrium (*pch*), umgeben ist. Dadurch, dass die Zellen des Knorpels ausserordentlich flachgedrückt sind, erhält derselbe ein sehr eigenthümliches, von dem des gewöhnlichen Knorpels abweichendes Aussehen. Seine Spitze geht noch in prächondrales Gewebe (*pr*) über und dieses in das Bindegewebe der Pulpahöhle, ein Zeichen, dass der Knorpelstab an seiner Spitze noch fortgesetzt wächst.

Die Epidermis (*ep*) hat weiter an Dicke zugenommen; die auf Stadium A vorhandene Rinne sammt der davor liegenden Anschwellung ist jetzt gänzlich verschwunden. Das Schmelzorgan (*so*) ist nach oben hin dünner geblieben, nach unten hin aber stärker geworden. Es setzt sich gegen die Epidermis ziemlich scharf ab und hängt mit derselben nur durch ein schmales, halsartiges Verbindungsstück (*vb*) zusammen, das unter spitzem Winkel zurückgebogen ist.

Das dürfte von einem Zuge herrühren, den der stark nach oben wachsende Stachel auf das Schmelzorgan ausübt.

Die hintere (*hi*) und die vordere (*ha*) Hartsubstanz sind jetzt an der Spitze vollständig mit einander verwachsen und bilden hier einen kleinen, soliden, nur von einzelnen, engen Röhren durchzogenen Kegel. Sie unterscheiden sich nur durch ihr ungleiches Verhalten gegen Farbstoffe, da die hintere sich bedeutend dunkler färbt als die vordere, dem Schmelzepithel anliegende.

Auf diesem Stadium zeigt sich auch zum ersten Male Schmelz (*s*), der als ein feines, dünnes und ungefärbtes Häutchen die vordere Hautsubstanz längs der Innenseite des Schmelzorgans überzieht. Er ist an seiner zarten Querstreifung deutlich als solcher zu erkennen.

Zur Bestätigung und Ergänzung der bis jetzt nur an Längsschnitten gemachten Beobachtungen diene die Betrachtung einer Serie von Querschnitten durch eine Stachelanlage, die einem etwas älteren Stadium als C angehört. Die Serie besteht aus mehreren Hundert Schnitten, daraus habe ich für die Beschreibung die geeignetsten herausgegriffen und gezeichnet. Um einen ungefähren Anhaltspunkt dafür zu haben, wie gross die Entfernung zwischen den einzelnen Schnitten ist, habe ich sie alle der Reihe nach numerirt und gebe der Beschreibung jedesmal die Nummer des betreffenden Schnittes bei.

So stellt Fig. 16 auf Taf. 47 den Querschnitt 5 dar, der durch den vordern Rand der Flosse geht und die Spitze der Stachelanlage getroffen hat. Die Epidermis (*ep*) ist hier nicht gleichmässig dick, sondern grenzt durch zwei seitliche Vorsprünge einen inneren, vom Bindegewebe des Coriums erfüllten Raum ab, der den Querschnitt der Stachelspitze umschliesst. Derselbe hat die Form eines etwas unsymmetrischen Kürbiskernes und ist im Hämatoxylin dunkel blau gefärbt. In der Mitte fallen einige helle Kreise auf, die Querschnitte der oben erwähnten feinen Röhrchen, welche von der Pulpahöhle (*ph*) ausgehen und die Stachelspitze durchsetzen. Der Vorderseite des Stachels liegt ein halbmondförmiges Häufchen von Zellen, die Spitze des Schmelzorgans (*so*), an.

Auf dem nächsten abgebildeten Schnitte (Schnitt 13, Taf. 47, Fig. 17) erscheint die Epidermis (*ep*) durch eine mächtige Wucherung mit dem Stachel verbunden: Das Schmelzorgan ist im Bereiche seines halsartigen Verbindungsstücks (*vb*) mit der Epidermis getroffen. Es zeigt einen hufeisenförmigen Querschnitt und bedeckt nicht nur die ganze Vorderfläche des Stachels, sondern auch noch die seitlichen Theile

der Hinterfläche, so dass nur das mittlere Drittel von dieser frei bleibt und dem Bindegewebe des Coriums unmittelbar anliegt. Der Querschnitt des Stachels ist jetzt etwas grösser geworden, hat aber noch dieselbe Gestalt wie früher. In der Mitte ist an die Stelle der oben vorhandenen Querschnitte zahlreicher Röhrchen ein einheitlicher grösserer Hohlraum, eine Pulpahöhle (*pm*), getreten, die mit grossen Zellen erfüllt ist. Ausserdem kommt auf der linken Seite mitten in der Hartschubstanz noch ein anderer kleiner, ovaler Hohlraum (*ps*) zum Vorschein. Die dunkle Färbung des Stachelquerschnitts ist auch hier vorhanden, nur an den Rändern und an den Kanten ist die Färbung heller geblieben.

Auch auf einem der folgenden Schnitte (Taf. 47, Fig. 18, Schnitt 17) bleiben die eben beschriebenen Verhältnisse in Gestalt und Färbung erhalten. Der ganze Querschnitt ist grösser und die Pulpahöhle weiter geworden. Die von Hartschubstanz gebildeten Wände der letzteren sind von Bindegewebe (*bd*) ausgekleidet und in der Mitte liegt präcondrales Gewebe (*pr*), das theilweise von einem Blutgefäss (*bg*) umgeben ist.

Der kleine Hohlraum auf der linken Seite (*ps*) hat sich vergrössert, und auf der rechten Seite ist ebenfalls ein solcher (*ps*) aufgetreten. Auf einem der folgenden Schnitte tritt er mit der inneren Pulpahöhle in Verbindung (Taf. 48, Fig. 19, Schnitt 20). Bemerkenswerth ist der hier und auch schon auf dem vorigen Schnitt hervortretende Färbungsunterschied in den verschiedenen Theilen der Hartschubstanz. Es lässt sich jetzt scharf ein hinterer, nach vorn concaver (*hi*) und dunkler gefärbter von einem vorderen, nach hinten concaven (*ha*), heller gebliebenen Theil unterscheiden.

Sehr wesentliche Veränderungen machen sich in dem Bild, das uns ein Stachelquerschnitt bietet, bemerkbar, wenn wir einen um ein etwas grösseres Stück tiefer geführten Schnitt zur Betrachtung auswählen (Taf. 48, Fig. 20, Schnitt 38). Das Schmelzorgan (*so*) erscheint jetzt beinahe völlig von der Epidermis (*ep*) losgelöst und hängt nur noch an den Seiten durch schmale Brücken (*br*) mit derselben zusammen. Den zwischen ihm und der Epidermis des vorderen Flossenrandes befindlichen Raum nimmt ein von Blutgefässen (*bg*) durchzogenes Bindegewebe (*bd*) ein. An der concaven, inneren Seite des Schmelzorgans (*so*) ist das Schmelzepithel (*se*) jetzt charakteristisch ausgebildet, und es liegt ihm ein schmaler, heller Streifen von Schmelz (*s*) an. Die in den seitlichen Theilen des Stachels gelegenen Hohlräume haben sich mit dem mittleren zu einer einzigen Pulpahöhle vereinigt, welche eine scharfe Trennung der schon durch ihre Färbung unter-

schiedenen Hartsubstanzen bewirkt. Die dunklere, hintere (*hi*) ist in nahe Beziehungen zu dem die Mitte der Pulpahöhle einnehmenden Knorpel (*kn*) getreten, von dem sie nur durch eine dünne Zellschicht getrennt ist, und umfasst ihn etwa zur Hälfte. Die hellere, vordere Substanz (*ha*) aber, welche in innigster Verbindung mit dem Schmelzorgan steht, hält mit der Ausdehnung des letzteren fast gleichen Schritt, bildet einen weiten, nach hinten offenen Bogen und umgreift die hintere von beiden Seiten und hinten her so weit, dass diese ganz ins Innere gedrängt wird und nur mit dem mittleren Drittel hervorschaut. Es erscheint daher von nun ab naturgemässer, die vordere Substanz als äussere, die hintere als innere zu bezeichnen.

Auf die Gestalt und die Beziehungen der Pulpahöhle zu ihrer Umgebung sind diese Veränderungen von grossem Einfluss. Sie besteht jetzt aus einem mittleren grösseren Theil von nahezu kreisförmigem und zwei kleineren seitlichen von etwa dreieckigem Querschnitt. Letztere stehen durch enge Spalten (*sp*) zwischen der inneren und äusseren Hartsubstanz mit dem hinter dem Stachel gelegenen Corium der Flosse in Verbindung.

Auf dem sehr viel tiefer gelegten Querschnitt (Schnitt 102, Taf. 48, Fig. 21) steht das Schmelzorgan (*so*) nur noch auf der linken Seite mit der Epidermis in Zusammenhang (*br*), während es auf der rechten Seite schon völlig frei ist. Die Zellen des Schmelzepithels (*se*) haben jetzt etwa ihre grösste Höhe erreicht, auch die Schmelzschicht (*s*) ist etwas dicker geworden und lässt deutlich die Querstreifung erkennen. Die derselben anliegende äussere Hartsubstanz (*ha*) ist dagegen bedeutend dünner und besitzt ein viel lockreres Gefüge, so dass sie auf den ersten Blick fast schaumig erscheint und gegen das angrenzende Bindegewebe nicht mehr scharf abgegrenzt ist. Auch ihre seitliche Ausdehnung ist jetzt relativ geringer, indem an den umgeschlagenen Theilen des Schmelzorgans noch keine Hartsubstanz vorhanden ist.

Die innere Hartsubstanz (*hi*) ist zwar gleichfalls dünner, hat aber an seitlicher Ausdehnung gewonnen und umgreift den mächtigen Knorpelquerschnitt (*kn*) um mehr als die Hälfte.

Die bei dem vorhergehenden Schnitt geschilderte Form der Pulpahöhle und ihre Verbindung mit dem Corium der Flosse (*sp*) tritt jetzt noch deutlicher hervor. Die Blutgefässe bilden weite Lacunen, und das Bindegewebe überzieht nur in einer dünnen Schicht die Hartsubstanzen und den Knorpel.

Verfolgt man schliesslich die Schnitte bis in die untersten Theile

des Stachels hinein, so verlieren diese mehr und mehr ihr festes Gefüge, bis sie zuletzt ganz verschwinden. Zunächst hört der Schmelz auf, und etwas tiefer folgt ihm die äussere Hartsubstanz. Da, wo dies geschieht, ist das Schmelzorgan noch vorhanden und zeigt an der Innenseite noch immer ein gut ausgebildetes Schmelzepithel. Erst ganz allmählich zieht es sich von den Seiten her zurück, so dass die seitlichen Umbiegungen verschwinden und sein Querschnitt sichelförmig erscheint. Schnitt 215 (Taf. 48, Fig. 22) zeigt in einer kleinen Spitze den letzten Rest desselben (*so*). Ist auch dieser verschwunden, so ist nichts als die innere Hartsubstanz (*hi*) mehr vorhanden, welche sehr viel dünner geworden ist und dabei vorn beinahe ganz um den Knorpel (*kn*) herumgreift. Sie erscheint aber, ebenso wie die äussere Hartsubstanz an ihrem unteren Ende, sehr stark aufgelockert und in Folge dessen gegen das anliegende Bindegewebe nicht mehr scharf abgegrenzt. In der Mitte der Hinterseite ist schon eine Lücke in ihr vorhanden, damit beginnt eine Theilung, die zur Bildung zweier getrennter bogenförmiger Stücke führt, welche links und rechts vom Knorpel gelegen sind. Diese Theilung steht unverkennbar in Beziehung zur Annäherung und allmählichen Verschmelzung des Stachelknorpels mit dem dahinter liegenden Flossenknorpel (*kn\**). Endlich verschwinden auch die letzten Reste dieser Hartsubstanz, und der ganze Schnitt zeigt nur noch Knorpel und Bindegewebe, das sich im inneren Raum der Flosse verliert.

Das älteste Embryonalstadium, das mir zu Gebote stand, ist das nunmehr zur Untersuchung gelangende Stadium D. Es ist zwar bedeutend älter als C, doch ist auch hier die Spitze des Stachels nicht frei, sondern noch von einer dicken Epidermiskappe (*sk*) bedeckt. Auf Taf. 49, Fig. 28 ist ein medianer Sagittalschnitt durch denselben dargestellt, und zwar bei schwächerer Vergrösserung, um ein gutes Uebersichtsbild von dem Stachel und den ihn umgebenden Theilen der Flosse geben zu können.

Der Flossenknorpel (*kn\**) trägt an seinem vorderen Ende den ohne Grenze in ihn übergehenden Knorpelstab (*kn*) des Stachels. Derselbe verjüngt sich nach oben allmählich und geht an seiner Spitze noch in prächondrales Gewebe (*pr*) über.

Die Hartsubstanzen sind im Allgemeinen mächtiger geworden, besonders an der Spitze ist eine starke Dickenzunahme derselben zu bemerken. Andererseits erstrecken sie sich tiefer in den Körper hinein und bekleiden den Stachelknorpel seiner ganzen Länge nach. An der

Spitze herrschen in Bezug auf die Vertheilung der Hartsubstanzen ähnliche Verhältnisse wie auf dem Stadium C, weiter unten haben sich dieselben jedoch wesentlich geändert. Zwischen die untere Hälfte der äusseren (vorderen) Substanz und die Vorderseite des Knorpelstabs schiebt sich eine neue, von beiden durch Bindegewebe getrennte Schicht von Hartsubstanz (*hi*\*) ein, die sich nach unten hin weit über den Bereich des Schmelzorgans hinaus fortsetzt und hier die Vorderseite des Stachelknorpels bekleidet. Auf der Hinterseite des Knorpels reicht die (innere) Hartsubstanz in einer zusammenhängenden Schicht von der Spitze bis zu der Stelle, wo der Knorpelstab mit dem Flossenknorpel zusammenhängt. Durch die vor der unteren Hälfte des Knorpelstabs liegende Hartsubstanzschicht sind in der Beziehung der Pulpahöhle zum Corium der Flosse complicirtere Verhältnisse hervorgerufen worden. Sie steht nicht mehr einfach mit ihrem unteren Ende in offenem Zusammenhang mit demselben, sondern besitzt jetzt ausser dem Raum um den Knorpelstab herum noch einen schmalen Verbindungsspalt, der sich am unteren Ende des Schmelzorgans öffnet.

Wir überblicken jetzt auch die ganze Anordnung der Epidermis und der bei der Bildung des Stachels beteiligten Theile derselben und finden dabei die früher gemachten Beobachtungen völlig bestätigt. Sie überzieht den Flossenrand in gleichmässiger Dicke und bedeckt eine grosse Anzahl regelmässig angeordneter Schuppenanlagen (*pl*). An der Spitze des Stachels verdickt sie sich sehr stark und erzeugt, indem sie sich unter Bildung zahlreicher Falten, Leisten und Zapfen stark zusammenschiebt, die „Schutzkappe“ (*sk*). Dieselbe erscheint äusserlich als eine knopfartige Anschwellung, welche durch eine tiefe Rinne (*r*) von der dahinter liegenden Flosse getrennt ist. An ihrer hinteren Wand ist die Epidermis sehr dünn, nimmt dann aber rasch wieder ihre normale Dicke an.

Das Schmelzorgan (*so*) mit seinem hohen Schmelzepithel (*se*) erscheint als ein langes, schmales Band, das etwa bis zur Mitte des Stachels reicht. Es hat seinen ursprünglichen Zusammenhang mit der Epidermis in unveränderter Weise bewahrt.

Bemerkenswerth ist noch das Verhalten des Pigments (*pi*). Dasselbe findet sich in sternförmigen Zellen, die theils (ziemlich spärlich) in den oberen Schichten der Epidermis, theils in grösserer Menge unmittelbar unter dieser in den obersten Schichten der Cutis liegen. Die stärkste und für uns interessanteste Ausbildung erlangt es in dem Bindegewebe, welches der hinteren Seite und vor allem dem unteren Ende des Schmelzorgans anliegt. Die Spitze des Stachels lässt es

frei, beginnt erst in einer gewissen Entfernung unterhalb derselben und nimmt nach unten hin allmählich an Dicke zu. Am unteren Ende des Schmelzorgans bildet es eine mächtige Ansammlung, die sich, allmählich wieder an Stärke abnehmend, tief in das darunter liegende Bindegewebe hinabzieht. Soweit äussere Hartschubstanz entwickelt ist, liegt das Pigment in der oberflächlichen Schicht derselben. Im Schmelzorgan sind nur wenige Pigmentzellen vorhanden; das Schmelzepithel bleibt ganz frei davon.

Die dem eben beschriebenen Längsschnitt entsprechenden Querschnitte entnehme ich einer Serie von mehreren hundert Schnitten, welche, wie oben schon erwähnt, nur von vorher entkalkten Stacheln erhalten werden konnten. Dabei war es mit der grössten Sorgfalt nicht zu vermeiden, dass die Hartschubstanzen Schrumpfungen und Zerreibungen erlitten, doch ist die Form dabei nicht wesentlich verändert worden, und auf den feineren Bau sind die Störungen ohne Einfluss geblieben.

Diese Querschnitte entsprechen im Grossen und Ganzen denen des Stadiums C; sie zeigen im Allgemeinen eine stärkere Entwicklung, in den tieferen Theilen daneben auch eine etwas andere Anordnung.

Der abgebildete Querschnitt durch die Spitze (Schn. 25, Taf. 49, Fig. 29) gleicht, was Form und Grösse anbetrifft, wesentlich den Schnitten Taf. 47, Fig. 18, und Taf. 48, Fig. 19 des vorhergehenden Stadiums; nur ist in ihm keine Pulpahöhle vorhanden, sondern sie erscheint durch eine compacte Substanz ersetzt, die blos von einer Anzahl enger Canälchen durchbrochen ist. Von diesen gehen sehr viele, stark geschlängelte, verzweigte und nach allen Richtungen gegen die Oberfläche hin verlaufende Dentinröhrchen aus.

Die auf den Querschnitten des jüngeren Stadiums deutlich hervortretende Zusammensetzung aus einer vorderen und einer hinteren Hartschubstanz kommt hier in der ungleichen Färbbarkeit der Theile deutlich zum Ausdruck: ein etwa den Umrissen der Pulpahöhle in Taf. 48, Fig. 19 entsprechender Kern hat sich dunkel gefärbt, die oberflächliche Zone aber und besonders deutlich ein hinteres bogenförmiges Stück, das nach Form und Lage der hinteren Hartschubstanz des Stadiums C entspricht, sind äusserst blass geblieben.

Auch die Beziehungen des Schmelzorgans (*so*) sind die gleichen geblieben wie dort: es legt sich der ganzen vorderen Fläche<sup>1)</sup> und

1) Der in den Figg. 29—32 (*ho*) vorhandene Spalt zwischen der vorderen Fläche des Stachels und dem Schmelzorgan ist durch die oben erwähnte Schrumpfung entstanden.

den beiden seitlichen Dritteln der Hinterfläche des Stachels an, während das mittlere Drittel davon unbedeckt bleibt und an das Corium (*cu*) der Flosse angrenzt. Das Epithel an der concaven Seite des Schmelzorgans unterscheidet sich noch nicht wesentlich von der Schleimschicht. Die zahlreichen Falten und Leisten der mächtig entwickelten Epidermis, die nur einen engen, vielfach verzweigten und mit Bindegewebe erfüllten Raum zwischen sich frei lassen, gehören der „Schutzkappe“ an. Einige dieser Falten und Wülste begleiten den Stachel weiter nach unten, nur beschränken sie sich dort mehr und mehr auf die hintere Seite desselben.

Der Querschnitt Taf. 49, Fig. 30 (Schn. 97) ist beträchtlich grösser als der vorige, wiederholt uns aber in Bezug auf das Verhalten der von ihm umschlossenen Hohlräume ein ähnliches Bild wie der Schnitt Taf. 47, Fig. 18 des Stadiums C: es sind drei Hohlräume vorhanden, ein mittlerer grösserer (*pm*) und zwei seitliche kleinere (*ps*), ersterer von ovalem, letztere von rundlich-dreieckigem Querschnitt. Wiederum erkennen wir eine blasse Aussenzone, sowie besonders deutlich einen blassen Bogen, dessen mittlerer Abschnitt an das Bindegewebe (*cu*) der Flosse grenzt; nach Grösse und Gestalt entsprechen dieselbe etwa den Hartsubstanztheilen, welche wir auf dem Stadium C im Schnitt Fig. 20 (Taf. 48) beobachtet haben. Während aber dort ein zusammenhängender Hohlraum vorhanden war, sind es hier drei, und das rührt daher, dass eben die dunkel sich färbende, von Dentinröhren durchzogene Substanz, welche im Schnitt Fig. 29 den Hohlraum ganz ausgefüllt hatte, hier nur einen dicken Wandbeleg erzeugt hat, der von dem Hohlraum die weitesten Theile in der Mitte und an den beiden Seiten frei lässt. Es ist zu beachten, dass dieses Dentin in den Seitenhöhlen nicht nur die von der „vorderen Hartsubstanz“ ursprünglich allein gebildete Hinter- und Seiten-, sondern auch die Innenwand bildet und so einen Ueberzug über die seitlichen Theile der „hinteren Hartsubstanz“ liefert. Auch ein paar dunkle Linien (*n*), welche die Vorderecken der Seitenhöhlen mit der Mittelhöhle jederseits verbinden, sind von Interesse, indem sie die Naht darstellen, in welcher sich die Dentinlagen der gegenüber liegenden Wände in diesen engsten Theilen der früher vorhandenen Pulpahöhle vereinigt haben <sup>1)</sup>.

1) In meinen Präparaten ist häufig zwischen dem Dentin der Mittelschicht und der „hinteren Hartsubstanz“, an der concaven Seite der letzteren eine Grenzlinie sichtbar, manchmal streckenweise sogar ein offener Spalt (s. besonders Taf. 49, Fig. 30 u. 31). Ich glaube, dass es sich hier um eine Wirkung der Entkalkung handelt.

Je weiter wir in der Reihe der Querschnitte gegen die Basis herabsteigen, um so mehr nimmt die Mächtigkeit der Dentinlagen ab, während theils hierdurch, theils in Folge der grösseren Dicke des Stachels die Hohlräume weiter werden und an Stellen zum Vorschein kommen, wo sich näher der Spitze Dentin befand. So sehen wir in Fig. 31 (Taf. 49) die Seitenhöhlen (*ps*) als zwei grosse, dreieckige Räume ausgebildet und die Mittelhöhle (*pm*) als eine grosse Oeffnung, welche durch einen engen Hals mit einer kleinen, sichelförmigen Höhle in Verbindung steht. Die Spitzen dieser letzteren sind von denen der Seitenhöhlen nur durch schmale Dentinbrücken getrennt, und auf der rechten Seite ist in diese noch wiederum ein kleinerer Hohlraum (*pc*) eingeschlossen.

Eine sorgfältige Durchmusterung der sich anschliessenden Schnitte lehrt, dass zwischen der Mittel- und den Seitenhöhlen eine Verbindung hergestellt wird durch ein netzförmiges System engerer und weiterer Canäle, welche zum grossen Theil in der Richtung senkrecht zu den Querschnitten verlaufen und auf diesen dann als ovale Oeffnungen erscheinen (*pc*), theilweise aber auch in die Schnittebene fallen und dann enge Verbindungsgänge zwischen den Längscanälen darstellen. Es ist nicht länger zweifelhaft, dass wir hier das schon bei der Betrachtung des ausgewachsenen Stachels im Mantel angetroffene Canalnetz vor uns haben. Ferner aber geht aus unseren Beobachtungen hervor, dass dasselbe den beim Dentinbildungsvorgang zurückbleibenden Rest desjenigen Theils der Pulpahöhle darstellt, welche zwischen der „inneren“ und der „äusseren“ Hartsubstanz gelegen war. Nur in einer Beziehung besteht noch ein Unterschied gegenüber dem Verhalten im fertigen Stachel: das äussere Canalnetz steht mit der von der „inneren Hartsubstanz“ umschlossenen Mittelhöhle noch im Zusammenhang, was sich später nicht mehr nachweisen liess.

Diesen Zustand finden wir auf den Schnitten durch noch tiefere Theile des Stachels erreicht (Taf. 49, Fig 32, Schnitt 310). Hier ist das Canalnetz im Wesentlichen fertig ausgebildet. Wir sehen die Querschnitte einer ansehnlichen Zahl von Längscanälen (*pc*), namentlich auf der linken Seite sehr regelmässig angeordnet; rechts sind sie etwas grösser und in der Mitte durch Quercanäle verbunden. Die „Seitenhöhlen“ (*ps*) sind noch geräumig und von dreieckigem Querschnitt; es sind in nuce die „Randcanäle“, die gegenüber den anderen Canälen auch im ausgebildeten Stachel sich durch grössere Weite auszeichnen. Die Mittelhöhle (*pm*) aber ist in diesem Theil des Stachels von dem Canalnetz abgeschlossen, und das ist, wie uns das Verhalten der sie

umgebenden, blass gefärbten Substanz zeigt, dadurch zu Stande gekommen, dass die „innere Hartsubstanz“, welche im oberen Theil des Stachels eine flach rinnenförmig gebogene Platte darstellte, sich mit zunehmender Grösse immer mehr zusammenkrümmte (Taf. 49, Fig. 29–31) und sich nunmehr durch Vereinigung ihrer vorderen Ränder zu einem Rohr geschlossen hat, dessen Querschnitt die Gestalt eines Ringes zeigt (Taf. 49, Fig. 32). Es muss besonders hervorgehoben werden, dass der geschilderte Verschluss der Mittelhöhle nicht durch Dentinanlagerung an der Oeffnung herbeigeführt wird, sondern in der soeben angegebenen Weise.

Diese Präparate liefern uns die Erklärung für die an dem Längsschnitt Taf. 49, Fig. 28 getroffene Anordnung der Hartsubstanz. Die dort die Vorderfläche des Knorpels bekleidende Schicht *hi*\* ist nichts anderes als der mediane Längsschnitt durch die Vorderwand des Hartsubstanzrohres, welche im oberen Theil des Stachels fehlt, wo statt des Rohres eine vorn offene Rinne vorhanden ist. Da der Längsschnitt einem etwas jüngeren Stachel entnommen ist — vielleicht demjenigen der vorderen Rückenflosse desselben Embryos, dessen hintere Rückenflosse den in Querschnitte zerlegten Stachel geliefert hat <sup>1)</sup> —, so finden wir auf ihm statt des Canalnetzes noch einen ununterbrochenen Spalt, der die Mittelhöhle mit der Cutis der Flosse verbindet.

Unsere Querschnitte führen uns in dieser Beziehung ein Zwischenstadium vor: die oben geschilderten Canäle reichen dort noch nicht bis an das Unterende des Schmelzorgans und der dieses begleitenden äusseren Hartsubstanz hinab, sondern sie werden, je weiter wir in den Schnitten nach unten fortschreiten, um so grösser (Fig. F, Schnitt 502), fliessen unter einander zusammen und bilden schliesslich eine zusammenhängende Höhle (Fig. G, *m*, Schnitt 631). Anfangs ist diese noch allseitig abgeschlossen (Fig. F), bald aber sehen wir an der Hinterseite jederseits einen Spalt, der dadurch zu Stande gekommen ist, dass die äussere Hartsubstanz die innere nicht mehr berührt. Es liegt hier ein Zustand vor, der völlig demjenigen entspricht, welchen wir auf dem jüngeren Stadium (Taf. 48, Fig. 20 u. 21) in dem ganzen unteren Theil des Stachels gefunden haben.

Betrachtet man die Reihe der Querschnitte, in der diese Unterschiede zum Vorschein kommen, genauer, so sieht man, dass zunächst

---

1) Der Stachel der hinteren Rückenflosse, welcher beim erwachsenen *Acanthias* grösser ist als der der vorderen, ist auch in der Entwicklung diesem immer um ein gutes Stück voraus.

die Dentineanlagerung an Mächtigkeit abnimmt, bis sie ganz aufhört, und zwar verschwindet zuerst die Schicht, welche die Hinterwand der Seitenhöhle bekleidet, und an der Seitenwand schreitet die Entblössung ganz allmählich in der Richtung von hinten nach vorn hin fort. Ganz in derselben Weise schwindet noch weiter unten auch die äussere Hartschubstanz; zuerst derjenige Theil, welcher den umgeschlagenen Lappen des Schmelzorgans anliegt und die Seitenhöhlen

Fig. F.

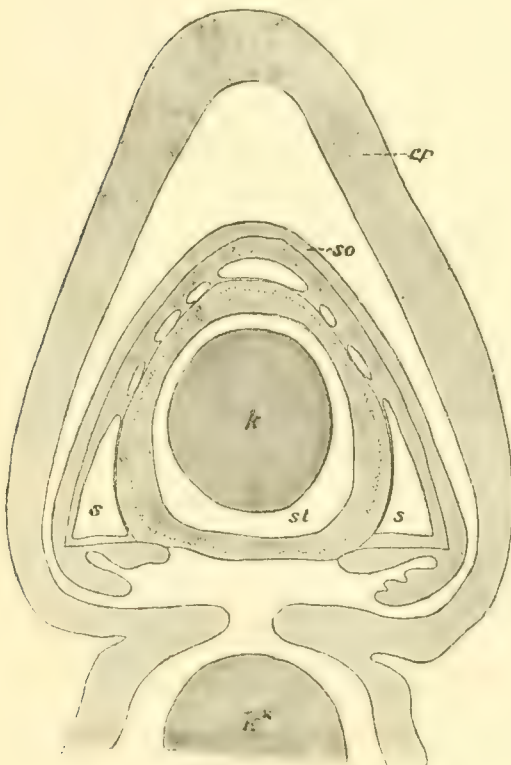


Fig. G.

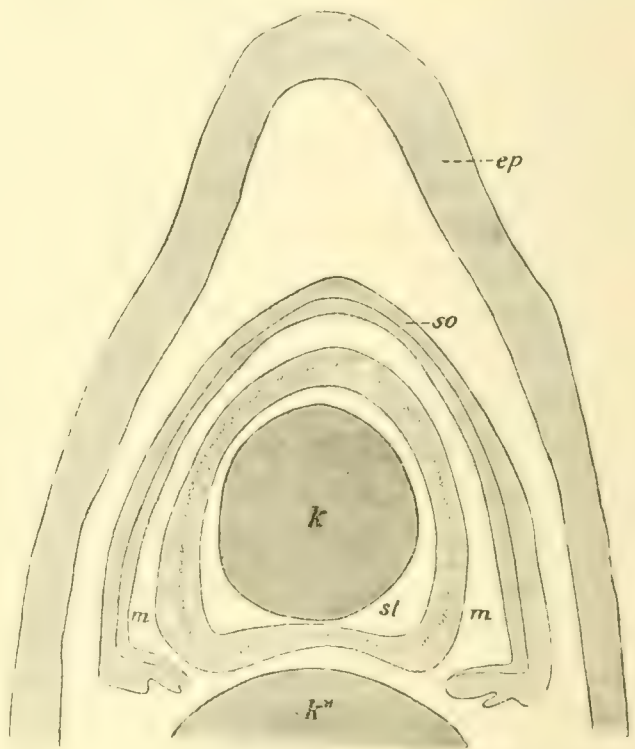


Fig. F. Querschnitt durch die Stachelanlage eines älteren *Acanthias*-Embryos, im Bereich der Krone (Schnitt 502). *ep* Epidermis, *k* Stachelknorpel, *k\** Flossenknorpel, *s* Seitenhöhlen, *so* Schmelzorgan, *st* Hohlraum des Stammtheils.

Fig. G. Querschnitt durch die Stachelanlage eines älteren *Acanthias*-Embryos. Unteres Ende der Krone (Schnitt 631). *ep* Epidermis, *k* Stachelknorpel, *k\** Flossenknorpel, *m* Mantelhöhle, *so* Schmelzorgan, *st* Hohlraum des Stammtheils.

nach hinten abschliesst, dann die hinteren Theile der Seitenwände, und zuletzt bleibt nur vorn ein bogenförmiges Stückchen liegen. Noch später als die äussere Hartschubstanz verschwindet das Schmelzorgan; aber auch dieses zieht sich von hinten nach vorn allmählich zurück; seinen letzten Rest sehen wir in Fig. II. Die Erkenntniss dieser Gesetzmässigkeit ist werthvoll für die Untersuchung der Histogenese der äusseren Hartschubstanz; denn danach schreitet der Process ihrer Bildung offenbar nicht nur von oben nach unten, sondern auch von vorn

nach hinten fort. Wir können erwarten, eine fortlaufende Reihe von Stadien nicht nur auf Längsschnitten hinter einander, sondern auch auf Querschnitten neben einander zu finden. Letztere zeigen uns an der vorderen Kante den ältesten, an den hinteren Rändern den jüngsten Zustand der Gewebe und dazwischen alle Uebergangsstufen.

Auf den Querschnitten, in welchen die äussere Hartsubstanz und das Schmelzorgan verschwinden, und weiter unten besteht die innere Hartsubstanz als ein den Knorpelstab umhüllender Ring fort. Sie ist, wie auch an der ihr entsprechenden Wurzel des fertigen Stachels, an der Hinterseite schwächer und nimmt nach unten hin sehr langsam an Stärke ab. Ihr unterstes Ende war in den Präparaten leider nicht erhalten.

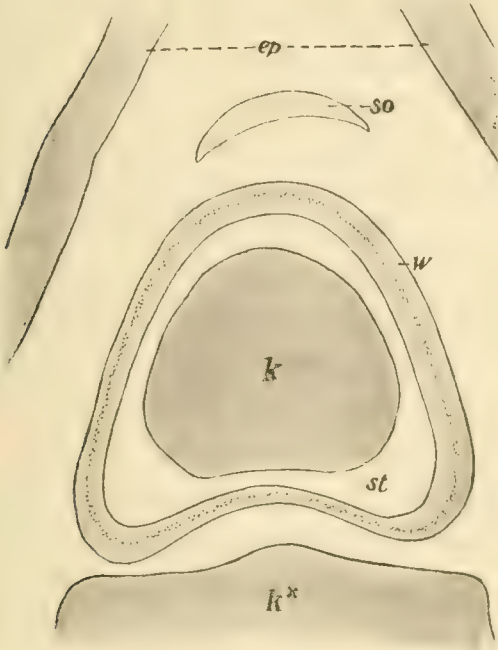


Fig. H. Querschnitt durch die Stachelanlage eines *Acanthias*-Embryos im Bereich des oberen Theils der Wurzel. *ep* Epidermis, *k* Stachelknorpel, *k\** Flossenknorpel, *so* Schmelzorgan, *st* Hohlraum des Stammtheils, *w* Hartsubstanz.

Auf Grund der vorstehend geschilderten Beobachtungen an Längs- und Querschnitten von *Acanthias*-Stacheln verschiedenen Alters lässt sich ein klares Bild von der Entwicklung derselben gewinnen.

Der Stachel entsteht über der Spitze des ersten bzw. zweiten Knorpelstrahls <sup>1)</sup> der Rückenflosse. Dieser hat die Gestalt eines schlank kegelförmigen Stabes und ist ein Fortsatz des grössten Knorpelstücks der Flosse. Er wächst an seiner Spitze sehr lange Zeit fort indem sich aus dem Bindegewebe am oberen Ende der Pulpahöhle zuerst prächondrales Gewebe bildet, das sich dann in ein echtes, aber durch einen etwas eigenthümlichen Bau ausgezeichnetes Knorpelgewebe umwandelt. Im fertigen Stachel ist kein prächondrales Gewebe mehr vorhanden, der Knorpel reicht hier aber auch nicht bis zur Spitze der

1) Vgl. PAUL MAYER, 1886, p. 280. Ich kann MAYER's Angabe bestätigen, dass vor dem Stachelknorpel in der hinteren Rückenflosse noch ein anderer Knorpelstrahl liegt, in der vorderen nicht.

Pulpahöhle, sondern der oberste Abschnitt derselben ist (in einer Ausdehnung von etwa 1 cm) von gallertigem Bindegewebe ausgefüllt.

Die ersten Vorgänge, welche zur Bildung des Stachels führen, vollziehen sich wahrscheinlich in der Epidermis. Von dieser dringt unmittelbar vor der Spitze des Knorpelstrahls ein Schmelzorgan in Gestalt eines auf dem Querschnitt halbmond- oder bohnenförmigen Zapfens in das Corium der Flosse ein und legt sich von vorn dem Knorpelstab an; nur eine dünne Lage von Bindegewebszellen trennt es von diesem. Ich musste sagen, das sei wahrscheinlich die erste Anlage, weil auf dem jüngsten von mir untersuchten Stadium bereits die Anfänge der Hartsubstanz zu erkennen waren, allerdings noch so klein im Vergleich mit dem Schmelzorgan, dass man wohl schwerlich einem Irrthum ausgesetzt ist, wenn man jene für jünger als dieses erklärt.

Die ersten Anfänge der Hartsubstanz finden sich dicht hinter der Spitze des Knorpelstrahls inmitten des Bindegewebes, als ein kleines Häufchen von blassen Fasern. Allmählich breitet sich dieses nach unten und nach den Seiten hin aus und nimmt die Gestalt einer rinnenartig gekrümmten Platte an, welche mit ihrer nach vorn gekehrten Concavität den Knorpel von hinten umfasst. Indem diese Platte nach und nach über den Knorpel hinwegwächst, wird sie nach unten hin allmählich immer breiter, bis zuletzt ihre Ränder vor der vorderen Fläche desselben zusammentreffen und verschmelzen, so dass die Rinne nach unten hin in ein den Knorpel ringsum einschliessendes Rohr sich fortsetzt, etwa so wie der Schaft eines eisernen Geräthes, z. B. eines Spatens, in die zur Aufnahme des Stieles bestimmte Hülse übergeht.

Etwa um die gleiche Zeit, wo diese hintere Platte sich anlegt, tritt auch an der dem Knorpelstrahl zugewandten Seite des Schmelzorgans, also vor dem Knorpel, Hartsubstanz auf, welche der concaven Fläche des Schmelzorgans unmittelbar anliegt und in Folge dessen gleichfalls eine rinnenförmige Platte darstellt, deren concave Seite aber nach hinten gekehrt ist. Ihre Krümmung ist etwas flacher, und indem nun die beiden Rinnen sich dicht an einander legen, fügt sich die vordere wie ein Deckel auf die hintere und erzeugt mit ihr zusammen auch in dem oberen Theil des Stachels ein Rohr. Indem aber die vordere Platte auf beiden Seiten über die hintere hinausgreift, entsteht unter ihren Rändern jederseits eine von ihr und von der hintern Platte begrenzte Furche. So werden durch die Bildung dieser beiden Hartsubstanzplatten aus dem Bindegewebe der Flosse drei Hohlräume abgegrenzt, ein mittlerer (*m*),



welcher durch die beiden Platten abgeschlossen ist, und zwei seitliche (s), welche ursprünglich nach hinten offene Furchen darstellen. Im Verlauf des weiteren Wachsthum's aber, in welchem das Schmelzorgan mit einer entsprechenden Veränderung seiner Gestalt vorangeht, erhält die hintere Platte jederseits einen unter spitzem Winkel an sie angefügten Fortsatz, welcher sich über den Eingang der Seitenfurchen s legt und dadurch auch diese verdeckt, so dass schliesslich drei von dem umgebenden Corium getrennte Hohlräume, eine Mittelhöhle und zwei Seitenhöhlen entstehen. Auf dem jüngsten der von mir auf Querschnitten untersuchten Stadien waren dieselben in den obersten Theilen des Stachels schon in dieser Weise von einander getrennt. Berücksichtigt man jedoch die Thatsache, dass diese Trennung dort nur auf einer sehr kurzen Strecke besteht und in der weiteren Entwicklung immer mehr nach unten hin sich ausbreitet, so kann man wohl kaum daran zweifeln, dass hier noch nicht das früheste Stadium zur Beobachtung gekommen ist. Es ist also sehr wahrscheinlich anzunehmen, dass auf diesem die vordere und die hintere Platte einander nur sehr genähert sein und eine Verbindung der Seitenfurchen s mit der Mittelhöhle m gestatten würden, gerade wie auf den unteren Theilen dieses Stachels und älterer (Taf. 48, Fig. 20, 21) die drei Hohlräume über die Ränder der hinteren Platte hinweg mit einander zusammenhängen.

Das Verhältniss der drei Hohlräume zu einander ändert sich nun in den unteren Stacheltheilen dadurch, dass die hintere Platte sich dort zu einem Rohr schliesst. In Folge dessen erscheinen die Seitenhöhlen zu einer einzigen engen Höhle verbunden, welche von der Mittelhöhle ganz getrennt ist. In dieser erkennen wir jetzt die Höhle des Stammtheils des fertigen Stachels, während die verschmolzenen Seitenhöhlen die Grundlage des Canalnetzes des Mantels darstellen. Ich werde letztere daher im Folgenden als Mantelhöhle bezeichnen und die abgeschlossene Mittelhöhle Stammhöhle nennen.

Zu diesen ursprünglichen Bestandtheilen, die bei aller Ausdehnung, welche sie im fertigen Stachel erreichen, stets nur eine geringe Mächtigkeit bewahren und zu allen Zeiten durch die von Anfang an beobachtete blasse Färbung, d. h. geringe Färbbarkeit in Carmin und Hämatoxylin, ausgezeichnet bleiben, kommt nun im Laufe der Entwicklung eine Substanz, welche sich, obwohl sie nicht durch eine scharfe Grenze von jenen getrennt werden kann, durch gewisse Eigenschaften in einen recht scharfen Gegensatz dazu stellt. Sie färbt

sich in Hämatoxylin dunkel, erlangt an manchen Stellen eine bedeutende Mächtigkeit und ist stets von zahlreichen, baumartig verästelten Röhren durchzogen. Sie kann ohne jede Einschränkung und ohne jedes Bedenken als Dentin bezeichnet werden.

Die Bildung des Dentins beginnt wie die der beiden primären Platten an der Stachelspitze und schreitet von dort allmählich basalwärts fort. In dem jüngsten Stachel, welchen ich in Querschnitten zerlegt habe (Taf. 47, Fig. 16 ff.), ist wahrscheinlich an der Spitze schon etwas Dentin vorhanden; wenigstens lassen die deutlich erkennbaren Dentinröhren (Fig. 16) darauf schliessen, wenn auch ein Färbungsunterschied, namentlich gegenüber der hinteren Platte, nicht sehr deutlich ausgesprochen ist. Im weiteren Verlauf erzeugt das Dentin einen Ueberzug, welcher alle Theile der Stachelhöhle auskleidet, nach und nach durch fortgesetzte Ablagerung an Dicke zunimmt und dadurch die Höhle mehr und mehr ausfüllt. Nahe der Spitze, wo die Hohlräume nur eine sehr geringe Weite hatten, sind sie schon sehr frühzeitig von Dentin ausgefüllt, weiter unten aber werden sie erst spät und unvollständig verdrängt. Bei einem Blick auf die Querschnitte ist nicht zu verkennen, dass durch die zunehmenden Dentinmassen zuerst die engsten Theile der Hohlräume einen vollständigen Verschluss erleiden, während die weitesten am längsten, theilweise dauernd, offen bleiben; so die Stammhöhle, welche als Stammpulpa, und die Randtheile der Seitenhöhlen, welche als Randcanäle der Mantelpulpa, abgesehen von der Spitze, auch im fertigen Stachel fortbestehen. Andererseits aber überzeugt man sich leicht, dass die grössere oder geringere Weite allein nicht maassgebend ist, sonst würden nur die weitesten Räume übrig bleiben, während sich thatsächlich auch viel engere erhalten, nämlich das ganze Canalnetz des Mantels. Der Umstand, dass jeder dieser Canäle ein oder ein paar Blutgefässe umschliesst, weist darauf hin, dass die Anordnung des Blutgefässnetzes, das uns schon so früh mächtig entwickelt in der Stachelhöhle entgegentritt, für die Ausbreitung des Dentins in den engeren Theilen derselben entscheidend ist, indem die Anwesenheit eines Gefässes, wahrscheinlich vermöge des in ihm herrschenden Druckes, die Dentinbildung an der entsprechenden Stelle hemmt oder verhindert.

Weitaus die grösste Mächtigkeit erlangt das Dentin an der Innenwand der Stammhöhle: es liefert die aus vielen concentrischen Schichten aufgebaute innere Dentinlage des Stammes, die wir auf den Querschnitten des ausgebildeten Stachels beobachtet haben. Im Vergleich damit bleibt es im Bereiche der Mantelhöhle stets sehr schwach;

nur in der Umgebung des Randcanals wird es verhältnissmässig stark. Die dem Stamm zugekehrte, innere Dentinwand der Mantelhöhle bleibt immer dünner als die äussere, welche die Bekleidung der „vorderen Platte“ liefert, und auch im fertigen Stachel findet man das Canalnetz nur durch eine dünnere Dentinlage vom Stamme getrennt. Immer aber ist diese deutlich nachweisbar, und besonders muss ich nachdrücklich betonen, dass sie nach meinen Beobachtungen ganz unzweifelhaft dem Mantel angehört, nicht dem Stamm, wie BENDA geglaubt hat. Andererseits ist aber auch daran nicht zu zweifeln, dass die Aussenseite der „inneren Platte“ einen eigenen Dentinüberzug, die äussere Dentinlage des Stammes, erhält. Seine Bildung muss stattfinden, ehe diejenige der inneren Dentinlage des Mantels beginnt, und in dem Augenblick, wo diese eintritt, beziehungsweise an dem Ort, der von dem wie alle Hartsubstanzen des Stachels basalwärts sich ausbreitenden Manteldentin erreicht wird, muss sie abgeschlossen sein. Nur dadurch lässt sich das Zustandekommen einer deutlichen Grenzlinie zwischen der äusseren Dentinlage des Stammes und der inneren Dentinlage des Mantels erklären.

Die hintere Platte, die Grundlage des Stammes, übertrifft in der Geschwindigkeit ihres Wachsthum's die vordere Platte, die Grundlage des Mantels, erheblich, und so ragt bald ein ansehnlicher Theil des ersteren unterhalb des letzteren hervor. Derjenige Abschnitt des Stammes, der dauernd vom Mantel entblösst bleibt, ist die „Wurzel“, der vom Mantel bekleidete Abschnitt die „Krone“ des ausgebildeten Stachels.

Einen, jedenfalls was die Masse anbetrifft, sehr untergeordneten Antheil an der Bildung des Stachels nimmt der Schmelz, trotz der Anwesenheit eines sehr grossen Schmelzorgans. Dass der Schmelz sich nicht früher bildet als die anderen Hartsubstanzen, kann man an diesem Object mit voller Sicherheit nachweisen. Während die ersten Anfänge der hinteren Platte schon ganz deutlich sind, ist von Schmelz noch keine Spur zu erkennen, und das darf man nicht auf Rechnung mangelhafter Erhaltung setzen: auch in älteren Stacheln erstreckt sich der Schmelz weder auf Längsschnitten so weit nach unten, noch auf Querschnitten so weit nach hinten wie die ihm anliegende Substanz der vorderen Platte, deren Entwicklung derjenigen des Schmelzes überall ein wenig vorausseilt.

Ob der Schmelz ein Erzeugniss des Schmelzorgans ist, habe ich nicht festzustellen vermocht. Der Thatsache, dass er nur im Bereiche desselben gebildet wird, kann man in diesem Falle keine Beweiskraft zuerkennen, da auch die Ausdehnung der „vorderen Platte“ sammt

der ihres Dentinüberzuges durchaus von derjenigen des Schmelzorgans abhängig erscheint und, im Gegensatz zu der „hinteren Platte“, welche mit dem Schmelzorgan in keinerlei morphologischen oder physiologischen Verbindung steht, sich niemals über die Grenzen desselben hinaus erstreckt.

Indem der Stamm an seinem unteren Ende beständig fortwächst, wird der Stachel schliesslich mit seiner Spitze durch die Epidermis hindurch geschoben. Wahrscheinlich wird dies längere Zeit durch die zahlreichen Falten und Wülste, welche in dieser über der Stachelspitze auftreten, verzögert, und man wird PAUL MAYER zustimmen können, wenn er von ihnen als von einer „Art Schutzkappe“ spricht, „die wohl den Uterus der Mutter vor Verletzungen bewahren kann“ (1886, p. 281). Ist der Stachel einmal hervorgebrochen, so erleidet seine Spitze eine starke Abnutzung; an den Stacheln erwachsener Individuen ist sie so weit gegangen, dass der obere rinnenförmige Theil des Stammes nicht mehr vorhanden ist. Stamm und Mantel erscheinen da als zwei einander innig angelagerte Theile, und von dem ursprünglichen Zusammenhang ihrer Gewebe und ihrer Hohlräume ist nichts mehr zu erkennen.

Es sei zum Schluss noch erwähnt, dass der Stachel nicht ausfällt und durch einen neuen ersetzt wird.

### **Zur Histogenese des Flossenstachels.**

Einige gelegentliche Beobachtungen haben mich veranlasst, meine Untersuchungen, die ursprünglich nur auf die gröberen morphologischen Verhältnisse des Stachels gerichtet waren, auch auf die Histogenese auszudehnen, doch habe ich mir hier nicht die Aufgabe stellen können, die Fragen bis zu einer endgültigen Entscheidung zu verfolgen, schon weil dafür das Material nicht genügte.

Die zuerst auftretende Hartschubstanz ist, wie wir gesehen haben (Taf. 47, Fig. 13 *fs*), durch faserigen Bau und einen geringen Grad von Färbbarkeit, namentlich in Hämatoxylin, ausgezeichnet und unterscheidet sich darin von dem später sich bildenden Dentin. Vermöge dieser abweichenden Beschaffenheit lässt sich der zuerst gebildete Theil, die primäre Hartschubstanz, auch an den älteren Theilen des Stachels und selbst an vollständig ausgebildeten Stacheln noch von dem später hinzukommenden Dentin, das wir als secundäre Hartschubstanz bezeichnen könnten, unterscheiden.

Ich habe nun zunächst versucht, die Bildung der primären Hartschubstanz aufzuklären, und kann das Hauptergebniss in den Satz

zusammenfassen: Die an der primären Hartsubstanz des Stachels beobachtete Längsfaserung rührt von Bindegewebsfasern her, welche den wesentlichsten Bestandtheil derselben darstellen.

Die Beobachtungen, auf welche sich dieser Satz stützt, sollen in Folgendem dargelegt werden. Die Beschaffenheit meines Materials nöthigte mich, nicht das erste Auftreten auf dem jüngsten Stadium, sondern die Fortbildung am unteren wachsenden Ende eines älteren Stachels zu untersuchen. Das bot zugleich den Vortheil, dass ich den Fortschritt der Entwicklung an einem und demselben Object verfolgen konnte, indem ich von dem unteren, jüngsten Theil des Stachels allmählich zu dem oberen, älteren überging.

Ein Längsschnitt durch das unterste Ende eines Stachels, etwa vom Stadium C, liess bei Anwendung einer guten homogenen Immersion zunächst die histologischen Veränderungen des Bindegewebes erkennen, welche der Hartsubstanzbildung vorausgehen (Taf. 49, Fig. 27). Das die Stachelbasis umhüllende Bindegewebe besteht aus langen, spindelförmigen Zellen, welche parallel der Längsaxe des Stachels neben einander gelagert sind. Ihre langovalen Kerne sind verhältnissmässig gross und meist drei-, manchmal auch viermal so lang wie breit; sie besitzen ein dichtes Chromatingerüst und ein oder seltener mehrere Kernkörperchen. Zwischen den Zellen winden sich zahlreiche feine, bei der angewandten Fuchsin-tinction lebhaft roth gefärbte Fasern (*f*) in schwach wellenförmigem Verlauf hindurch. Nahe der Entstehungsstelle der Hartsubstanz werden die Zellen wesentlich kleiner und nehmen dabei an Zahl zu, was auf eine lebhaftere Theilung schliessen lässt. Ihre Kerne werden kürzer und breiter und bekommen eine unregelmässigere Gestalt. Die Fasern verlaufen jetzt nicht mehr einzeln zwischen den Zellen hindurch, sondern erscheinen zu dickeren Bündeln vereinigt, die sich durch ihre dunkler rothe Färbung scharf von den umgebenden Theilen abheben. Manchmal lässt sich beobachten, wie mehrere einzelne Fasern zu einem solchen Bündel zusammentreten. Diese Faserbündel sind von ausserordentlicher Länge und zeigen meist ebenso wie die einzelnen Fasern einen schwach welligen Verlauf. Weiter oben sind sie schon in grösserer Zahl vorhanden und liegen dicht an einander, während die ursprünglich zwischen ihnen gelegenen Zellen sich zurückgezogen haben. So entsteht mitten im Bindegewebe eine Platte (*fp*), die aus lauter solchen dichtgedrängten Faserbündeln besteht. Die ausgewanderten bzw. durch die sich zusammenlegenden Faserbündel herausgedrängten Zellen (*z*) bilden jetzt

eine der Platte aufliegende Schicht und unterscheiden sich bald auch in ihrem Aussehen wesentlich von den übrigen Bindegewebszellen. Sie bekommen einen viel grösseren und dunkler sich färbenden Leib als diese und grosse runde Kerne. An manchen Stellen sind beide Zellformen durch spaltförmige Gefässräume von einander getrennt.

In älteren Theilen tritt in diesen Zellen, welche aus der Faserplatte herausgedrängt worden sind und derselben aufliegen, eine bemerkenswerthe Differenzirung ein. Es bilden sich zwei einschichtige, meist durch einen Spalt von einander getrennte Zellenlagen aus. Die der Faserplatte anliegenden Zellen sind sehr flach spindelförmig, haben einen lang-ovalen Kern und tragen an jedem Ende einen langen, der Faserplatte ebenfalls anliegenden Ausläufer. Die jenseit des Spalts gelegenen Zellen dagegen sind grösser, haben einen stark gefärbten Leib mit grossem, rundem Kern und sind von birnförmiger Gestalt mit nach der Faserplatte hin gerichteter Spitze. Von dieser geht ein langer Ausläufer aus, der sich quer durch den Spalt hindurch und in die Faserplatte hinein erstreckt. Wie weit derselbe hier eindringt und in welcher Weise er sich an dem Aufbau der Platte theiligt, war bei der starken Färbung, welche die Faserplatte angenommen hatte, nicht festzustellen.

Weiter oben, also in älteren Theilen, nimmt die dunkle Färbung der Platte wieder ab. Es färben sich dann nur noch die oberflächlichsten Theile durch Hämatoxylin stark blau, während eine breite, mittlere Zone entweder ungefärbt bleibt oder doch nur einen schwachen Ton annimmt. Die Längsfaserung ist jetzt nur noch ganz schwach erkennbar und die immer zahlreicher am Aufbau der Platte theiligten Fasern verlaufen nicht mehr parallel, sondern verfilzen sich, je höher man sie verfolgt, desto inniger, wobei sie im Wesentlichen ihre Längsrichtung beibehalten.

Untersucht man noch ältere Theile, so sieht man, dass die Faserplatte eine gewisse Dicke nicht überschreitet. Ist diese erreicht, so hört allmählich das Herantreten von Bindegewebsfasern und -faserbündeln auf, und es beginnt nun die Bildung der secundären Hartsubstanz. Es lagert sich eine gleichmässig dunkel gefärbte, homogene Substanz an, die, je mehr man sich der Spitze des Stachels nähert, desto dicker wird. In ihr sind keine Längsfasern zu erkennen; dagegen enthält sie eine grosse Anzahl von baumförmig verästelten Röhren, die annähernd senkrecht zur Längsrichtung in sie eindringen.

Dieser Schicht liegen ebenso wie weiter unten der Faserplatte durch Grösse und dunklere Färbung ausgezeichnete und in zwei Schichten

gesonderte Zellen an. Der Unterschied zwischen den flachen, ihr unmittelbar anliegenden Zellen und den birnförmigen, welche durch einen Spalt von jenen getrennt sind, tritt hier noch deutlicher hervor. Die durch den Spalt hindurch tretenden Ausläufer der letzteren dringen in die Röhrchen ein, welche die der Faserschicht aufliegende Hartsubstanz durchziehen. Dadurch wird diese Substanz als der erste Anfang des typischen Dentins gekennzeichnet; die Röhrchen sind unzweifelhafte Dentinröhrchen, und die birnförmigen Zellen, welche ihre Fortsätze in sie entsenden, sind Odontoblasten.

Ich habe Grund anzunehmen, dass auch die unmittelbar anliegenden flachen Zellen sich an der Bildung des Dentins betheiligen, doch kann ich erst später bei der Besprechung von Querschnitten näher darauf eingehen. Die Betrachtung der Längsschnitte ist hierfür nicht ausreichend.

Die Untersuchung von Querschnitten bestätigt die oben beschriebenen Beobachtungen: Bindegewebsfasern isoliren sich und verschmelzen zu dickeren Faserbündeln, welche ihrerseits zu einer Platte zusammentreten. Die früher zwischen den Fasern gelegenen Zellen bilden jetzt zwei getrennte, der Faserplatte anliegende Schichten und werden bald zu Odontoblasten, d. h. scheiden Dentin ab.

Wie aus den frühern Beschreibungen schon bekannt ist (Taf. 49, Fig. 32), besteht der Querschnitt des Stammes in seinen älteren Theilen aus mehreren, verschieden sich färbenden Schichten. Die Hauptmasse (Taf. 49, Fig. 26) wird von zwei breiten, bei Anwendung von Hämatoxylinfärbung dunkel blau gefärbten Schichten (*d*) gebildet, welche durch eine schmälere, blass gefärbte Schicht (*fd*) von einander getrennt sind. Die dunklen Schichten sind von sehr dunkel gefärbten, stark gewundenen und verzweigten Röhrchen (*dr*) durchzogen, welche von aussen eintreten und in der Mitte, in der hellen Schicht, auslaufen, ganz vereinzelt dieselbe auch durchziehen. Innen wie aussen ist der Stammtheil durch eine helle, fast ungefärbte und bei schwacher Vergrösserung kaum erkennbare Randschicht (*ri* und *ra*) begrenzt. Beide sind sehr schmal, doch besteht in so fern ein Unterschied, als die Randschicht der Innenseite (*ri*) breiter und daher deutlicher erkennbar ist als diejenige der Aussenseite (*ra*), welche nur als ein ganz schmaler Saum erscheint.

Untersucht man einen solchen mit Hämatoxylin und Fuchsin gefärbten Querschnitt bei stärkerer Vergrösserung und unter Anwendung einer guten homogenen Immersion, so findet man (Taf. 49, Fig. 26) in der blass gefärbten mittleren und auch in den unmittelbar benachbarten Theilen der dunkleren Zone eine grosse Zahl von kleinen,

farblosen, mehr oder minder runden Querschnitten (*fb*). Dieselben nehmen nach aussen hin merklich an Grösse ab, während in den weiter nach aussen gelegenen Theilen der dunklen Zone nichts von ihnen zu bemerken ist.

Sie liegen nicht unmittelbar an einander, sondern sind durch eine Substanz getrennt, welche sie wie mit einem spongiösen Netz umgiebt. Diese lässt keinerlei Structur erkennen und ist im Bereich der hellen Zone durch Fuchsin nur ganz schwach rosa gefärbt; in den angrenzenden Theilen der dunklen Zone tritt in ihr eine tief dunkle Blaufärbung auf.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir es hier mit den Querschnitten der auf den Längsschnitten angetroffenen Bindegewebsfaserbündel zu thun haben, und es ergibt sich also, dass diese nicht, wie es auf den Längsschnitten erschien, unmittelbar an einander liegen, sondern durch eine Substanz getrennt sind, über deren Herkunft und Beschaffenheit wir einstweilen noch keine Auskunft geben können.

Die dunklen Schichten (*d*) erweisen sich bei dieser Vergrösserung ebenfalls nicht als gleichmässig dunkel, sondern bestehen aus einer helleren Grundsubstanz, in welcher ausser den schon bei schwächerer Vergrösserung erkennbaren, verästelten Dentinröhrchen (*dr*), die eine tief dunkelblaue Färbung angenommen haben, noch ein Netzwerk von feinen, dunkelblauen Linien und eine grosse Zahl von kleinen, eben solchen Punkten zu erkennen sind. Trotz Anwendung einer guten Immersionslinse konnte ich nicht feststellen, wie diese Dinge zu deuten sind. Die zu Rathe gezogenen Längsschnitte erwiesen sich für die Entscheidung dieser Frage als noch ungünstiger, da sie meist nicht in der wünschenswerthen Dünne zu erhalten waren. Es hatte hier manchmal den Anschein, als seien die Bündel der Bindegewebsfasern, welche die mittlere Schicht des Stammtheils bilden, von einem netzförmigen Gerüst von dunkel gefärbter Substanz umgeben.

Dass die dunkle Schicht nicht vom ersten Anfang an in ihrer endgültigen Beschaffenheit gebildet wird, lässt sich aus dem Verhalten der Randschichten schliessen. Die wegen ihrer grösseren Breite zur Untersuchung vorzugsweise geeignete innere Randschicht (*ri*) besteht aus einer hellen Grundsubstanz; in dieser kann man den Verlauf der in sie eintretenden Fortsätze der anliegenden Zellen ganz deutlich verfolgen, da die Canäle, in welchen sie gelegen sind, hier nicht mit eigenen, sich dunkel färbenden Wänden versehene Röhren, sondern nur Lücken in der Grundsubstanz sind. Das Gleiche gilt von den Fortsätzen derjenigen Zellen, welche in die tieferen, dunklen Schichten

eindringen, soweit sie in der Randschicht verlaufen. Erst nach ihrem Durchtritt durch diese erhält ein jeder eine röhrenförmige Hülle, welche sich tief blau färbt und den von ihr umschlossenen, roth gefärbten Fortsatz nur hier und da erkennen lässt.

Wir haben hier, wie schon oben bei der Betrachtung der Längsschnitte gezeigt wurde, an der Innenseite des Stammtheils zwei durch einen Spalt von einander getrennte Lagen von Odontoblasten. Dieselben weisen eine Reihe von Verschiedenheiten auf und unterscheiden sich durch ihre Form, durch ihre Lage und durch die Länge und Zahl ihrer Ausläufer. Es entsteht die Frage, ob diese Verschiedenheiten nur von untergeordneter Bedeutung oder so wesentlich sind, dass man zwei völlig von einander verschiedene Arten von Odontoblasten annehmen muss. Mir scheint das erstere das richtigere zu sein, denn trotz der grossen Formverschiedenheit ist in der ganzen Erscheinung des Zelleibs, seiner Structur, seiner Färbbarkeit kein Unterschied zwischen äusserer und innerer Zellenlage zu bemerken; verschwände der Spalt, so würde es kaum noch möglich sein, einen Unterschied zwischen den beiden Lagen von Odontoblasten zu entdecken.

Der Umstand, dass die anliegenden Odontoblasten mehrere, die entfernteren dagegen nur einen Ausläufer haben, erscheint bedingt durch das verschiedene Alter derselben. Eine zu einem Odontoblasten gewordene Zelle sendet zuerst, wie ich an verschiedenen Stellen meiner Präparate, auch da, wo erst die Faserplatte und noch kein Dentin gebildet wurde, beobachten konnte, mehrere Ausläufer aus. Wenn der Odontoblast sich unter Bildung von Hartsubstanz zurückzieht, so wird die Zahl dieser Ausläufer dadurch beschränkt, dass sich zwei oder mehrere derselben vereinigen; eine Anzahl der so entstandenen dickeren Ausläufer laufen ihrerseits wieder zusammen und so fort, bis zuletzt nur noch ein, dafür aber um so dickerer Ausläufer des Odontoblasten vorhanden ist. Durch die fortwährende Ausscheidung der Hartsubstanz wird der den Odontoblasten zugemessene Hohlraum immer enger, sie rücken näher zusammen, und man beobachtet, wie bald zwei, bald mehrere Odontoblasten zu einem gemeinsamen Dentinrohr gehören. Auf Schnitten sieht man häufig die auf diese Weise vereinigten Odontoblasten, an der Oeffnung des von ihnen gebildeten weiten Dentinrohres liegend, ihre Fortsätze in dasselbe hineinsenden (Taf. 47, Fig. 10). Auf diese Weise wird die Verzweigung der Dentinröhrchen verständlich. Die feinsten Ausläufer derselben werden von den Fortsätzen einer Zelle gebildet, die dicken Stämme dagegen durch die Vereinigung

der Fortsätze von mehreren Zellen. Auch die früher schon erwähnte Beobachtung, dass die stärkste Dentinbildung und die längsten und am meisten verzweigten Röhrchen sich an den Hinterrändern des Stammtheils vorfinden, lässt sich jetzt ungezwungen dadurch erklären, dass in den vorhandenen Ecken die Odontoblasten sich stärker als in den übrigen Theilen zusammengedrängt haben.

Die geschilderten Verhältnisse bestehen nur an der Innenseite des Stammteils; auf der Aussenseite desselben ist alles viel einfacher. Entsprechend der am ausgewachsenen Stachel gemachten Beobachtung, dass die innerste der drei den Stammtheil bildenden Schichten bei weitem am stärksten ist und von aussen nur sehr viel weniger und kürzere Dentinröhrchen in den Stammtheil eindringen, finden wir auf den verschiedenen Entwicklungsstadien auf der Aussenseite nur wenige Odontoblasten. Dieselben liegen zerstreut derselben an und bilden nie eine geschlossene Zellenlage. Die von ihnen ausgehenden Dentinröhrchen sind bedeutend enger und kürzer als die der Innenseite, besitzen aber im Uebrigen genau denselben Charakter. Der geringen Zahl von Odontoblasten entspricht auch die schwächere Entwicklung der äusseren dunklen Schicht, sowie der hellen Randschicht (*ri*), die Anlagerung von Dentin geht hier nur langsam vor sich und bleibt hinter derjenigen auf der Innenseite bald merklich zurück.

Wenden wir uns nun den Vorgängen bei der Bildung der Hartsubstanz des Mantels zu, so treten uns an den dabei beteiligten Geweben ganz ähnliche Erscheinungen entgegen wie bei der Entstehung des Stammes. Eine wesentliche Abweichung ist jedoch schon von vorn herein dadurch bedingt, dass die Mantelsubstanz nicht frei, mitten im Bindegewebe liegend, sich bildet, sondern immer dem Schmelzorgan und dessen Schmelzepithel anliegt. Ihre Bildung kann daher erstens nur einseitig erfolgen und muss zweitens in irgend welche nähere Beziehung zu der gleichzeitig stattfindenden Schmelzbildung treten.

Wie schon in dem Abschnitt über die Entwicklung der Stacheln gezeigt wurde, entsteht die Mantelsubstanz an der concaven Seite des Schmelzorgans, demselben fest anliegend. Die Stelle des ersten Auftretens derselben ist aber nie das freie Ende des Schmelzorgans, sondern befindet sich ein Stück weiter oben, so dass stets der unterste Rand desselben von Hartsubstanz frei bleibt. Deshalb musste, um die Bildungsstelle der Hartsubstanz darzustellen, ein mittleres Stück des Längsschnitts durch das Schmelzorgan (Taf. 48, Fig. 23) ausgewählt werden.

Dem Schmelzorgan liegt das gewöhnliche Bindegewebe des

Coriums (*cu*) an, ähnlich dem schon bei der Bildung des Stammtheils beschriebenen. Es ist von grossen Gefässräumen durchzogen und besteht aus spindelförmigen Zellen mit ovalen Kernen und zwischen denselben sich hindurchwindenden, wellenförmig verlaufenden Bindegewebsfasern. An der Spitze und der inneren bezw. Hinterseite erscheinen hier die Bindegewebelemente, Zellen und Fasern, näher an einander gelagert, als ob sie von dem vordringenden Schmelzorgan zusammengeschoben worden wären.

Verfolgen wir nun dieses Bindegewebe an der concaven, vom Schmelzepithel überzogenen Seite des Schmelzorgans entlang in der Richtung gegen die Stachelspitze hin, so treten uns ähnliche Veränderungen desselben entgegen, wie wir sie am unteren Ende des Stacheltheils gefunden haben (Taf. 48, Fig. 23). Von unten kommend, sieht man zuerst, wie einzelne Bindegewebsfasern zusammentreten und sich zu Bündeln (*fb*) vereinigen, die denselben charakteristischen welligen Verlauf zeigen wie die Fasern selbst. Mit den Faserbündeln des Stammtheils verglichen, sind sie wesentlich dicker und dunkler, aber weniger zahlreich. Die Faserbündel und wohl auch einige einzelne Fasern treten nach und nach aus dem Bindegewebe heraus und legen sich dem Schmelzepithel (*se*) der Länge nach an, so dass die vorher demselben anliegenden Bindegewebszellen (*z*) zurückgedrängt werden.

Bald bilden die Fasern und Faserbündel eine dem Schmelzorgan anliegende Schicht. Abweichend von den Beobachtungen am Stammtheil tritt in derselben keine so starke Verfilzung und fast gar keine Verschmelzung der einzelnen Faserbündel mit einander ein. Es bildet sich also nicht eine nahezu homogene Faserplatte im früheren Sinn, sondern die wesentlich dickeren Faserbündel bleiben isolirt. Auch die Dicke der ganzen Faserschicht wird nicht so beträchtlich wie im Stammtheil.

Da man nicht die Vorgänge bei der Veränderung selbst, sondern nur den in Folge derselben eingetretenen Zustand beobachten und beschreiben kann, ist es nicht möglich, sicher anzugeben, von wo der Anstoss zu den Veränderungen ausgeht. Es ist jedoch anzunehmen, dass bei der Bildung der Faserschicht die derselben anliegenden Zellen der active Theil sind, während die Fasern und Faserbündel sich passiv verhalten. Damit stimmt die Beobachtung überein, dass die an der Bildung der Faserschicht beteiligten Zellen allmählich eine wesentliche Aenderung ihrer Form und ihres Aussehens erleiden. Sie verlieren nämlich, je weiter man nach oben kommt, nach und nach ihre ursprünglich spindelförmige Gestalt und werden zunächst oval, dann

kuglig. Dabei färbt sich ihr Leib dunkler roth und erscheint viel consistenter. Die Kerne werden ebenfalls entsprechend grösser und nehmen eine runde Gestalt an. Je mehr nun die so beschaffenen, durch ihre Grösse und ihre dunkle Färbung von den übrigen Bindegewebszellen unterschiedenen Zellen zurückweichen und sich von ihrem ursprünglichen Ort entfernen, desto mehr ändert sich ihre Gestalt. Die der Faserschicht unmittelbar anliegenden Zellen zeigen diese Veränderung am wenigsten. Sie behalten die oben beschriebene Kugelgestalt bei; nur bemerkt man, dass manche von ihnen mehrere kleine Ausläufer zwischen die Fasern der Faserschicht hineinsenden, die sich jedoch nicht weiter verfolgen lassen, sondern für das Auge verschwinden. Von den weiter entfernt liegenden Zellen geht je ein langer und verhältnissmässig dicker Ausläufer aus, der ebenfalls in die Faserschicht eindringt und hier verschwindet. Dadurch werden die die Kerne umschliessenden Zellkörper mehr birnförmig, ihre Spitze ist der Faserschicht zugekehrt. Man erkennt darin die beginnende Bildung von Odontoblasten mit ihrer charakteristischen Gestalt.

Einen wichtigen Aufschluss über das Verhältniss aller dieser Zellausläufer zu der Faserschicht geben uns die entsprechenden Querschnitte (Taf. 48, Fig. 20—22). Auf solchen fallen unter dem Schmelzepithel die zahlreichen, blassgefärbten und mehr oder weniger kreisrunden Querschnitte der Faserbündel in die Augen. Bei stärkerer Vergrösserung (Taf. 49, Fig. 25) erkennt man, dass dieselben sehr verschiedene Grösse haben und in ganz unregelmässiger Anordnung in eine etwas dunkler gefärbte, structurlose Zwischensubstanz eingebettet sind, welche die einzelnen Faserbündel vollständig isolirt. Nach innen von dieser Faserschicht liegen Zellen mit grossen Kernen und Leibern, welche etwas dunkler gefärbt sind als die Zwischensubstanz. Sie zeigen sehr verschiedene Gestalten, doch sind im Grossen und Ganzen die der Faserschicht näher liegenden Zellen mehr breit und rund, die entfernteren dagegen lang und schmal. Der grosse Kern liegt immer in dem von der Faserschicht abgewandten Ende. Wir finden darin dieselben Verhältnisse wieder, welche wir an Längsschnitten beobachteten, sind aber jetzt in der Lage, die Beziehungen dieser Zellen zu der Faserschicht aufzuklären. Man macht nämlich die auffallende Beobachtung, dass zwischen dem Leib dieser Zellen und der zwischen den Fasern gelegenen Zwischensubstanz keinerlei Grenze vorhanden ist; nur ein kleiner Färbungsunterschied besteht zwischen beiden (Taf. 49, Fig. 25). Es ist nicht möglich, anzugeben, wo der Zelleib aufhört und die Zwischensubstanz anfängt, sie gehen

beide in einander über, und es zeigt sich, dass die Zwischensubstanz, welche die Faserbündel wie ein Netz umgiebt, selbst einen Theil der Zellen darstellt. So erklärt sich auch die Unmöglichkeit, die Zellenausläufer auf Längsschnitten zwischen die Fasern der Faserschicht hinein zu verfolgen.

Querschnitte durch Stacheln von älteren Entwicklungsstadien bestätigen die hier angegebenen Beobachtungen vollkommen. In der Fig. 24, Taf. 48, ist der Theil eines Stachelquerschnitts vom Stadium D abgebildet, welcher an der seitlichen Umbiegung des Schmelzorgans liegt (vgl. Taf. 49, Fig. 31 und 32). In dem hinteren Theil liegen die Zellen, die sich durch die ausserordentliche Grösse und die eigenthümlich unregelmässige Gestalt ihrer Kerne auszeichnen, unmittelbar dem Schmelzepithel an. Je weiter man aber nach vorn zu den älteren Theilen (vgl. S. 695) fortschreitet, desto weiter findet man sie davon entfernt. Es liegt dann zwischen ihnen und dem Schmelzepithel eine Schicht, die von einer dunkleren Substanz mit einer grossen Anzahl von mehr oder weniger runden und völlig farblosen Querschnitten gebildet wird; es ist die schon mehrfach beschriebene Faserschicht. Bezüglich der die einzelnen Faserbündel trennenden Zwischensubstanz und ihrer Beziehungen zu den anliegenden Zellen machen wir hier dieselbe Beobachtung wie auf dem jüngeren Stadium. Es lässt sich auch hier keinerlei Grenze zwischen der Zwischensubstanz und den Zelleibern nachweisen, erstere erscheint als ein Theil der letzteren.

### Schlussbetrachtungen.

Die einzigen Hartgebilde, die bis jetzt von der Haut der Elasmobranchier bekannt waren, sind „Placoidschuppen“, welche in den wesentlichen Zügen ihres Baues mit den Zähnen des Mundes übereinstimmen und deshalb vielfach auch als „Hautzähne“ bezeichnet werden. Bei den Rochen erreichen sie häufig eine bedeutende Grösse und mehr oder minder stachelartiges Aussehen; bei den Haien aber sind sie durchweg klein, vielfach von mikroskopischer Grösse, und nur in den Rückenflossen weniger Arten findet man ein stachelartiges Gebilde von beträchtlichen Dimensionen, den sog. Flossenstachel. Von diesem stand es bisher nicht fest, ob er ein Gebilde *sui generis* oder auch ein Hautzahn sei. Diese Frage durch eine Untersuchung seines Baues und seiner Entwicklung zu beantworten, war meine Hauptaufgabe, und mit Bezug auf sie möchte ich die wichtigsten Ergebnisse der im Vorstehenden dargelegten Beobachtungen noch einmal kurz zusammenfassen.

In diesem Zusammenhange giebt uns der Taf. 49, Fig. 28 abgebildete mediane Sagittalschnitt einen sehr deutlichen Fingerzeig. Wir sehen auf ihm längs des Vorderrandes der Flosse eine dichte, ununterbrochene Reihe von kleinen Placoidschuppen (*pl.*), die alle mit der Spitze nach oben gerichtet sind. Den Schluss der Reihe bildet der Stachel, der seine Spitze gleichfalls nach oben kehrt. Er ruft schon durch seine bedeutendere Grösse eine Unterbrechung der Reihe hervor, mehr aber noch durch die von ihm erzeugte zapfenartige Erhebung, welche sich in einem tiefen Einschnitt von dem Oberrande der Flosse absetzt. An diesem hebt die Reihe der Schuppen in gleicher Richtung aufs neue an.

Zugleich aber lässt dieses Präparat einen Unterschied zwischen den Schuppen und dem Stachel hervortreten. Während jene in der Epidermis liegen, scheint dieser unterhalb derselben im Corium zu liegen. Zur Beurtheilung dieses Unterschiedes ist es nöthig, sich zunächst von der Natur einer Placoidschuppe Rechenschaft zu geben und zu fragen, was eine solche gegenüber den anderen Schuppenarten, welche bei Fischen vorkommen, charakterisirt und sie als Zähne kennzeichnet.

Ich möchte einstweilen von histologischen Verhältnissen, also von der Zusammensetzung aus Dentin und Schmelz, absehen und in Uebereinstimmung mit allen neueren Untersuchungen die Betheiligung der Epidermis (bezw. des ihr entsprechenden Mundhöhlen-Epithels) an der Bildung der Placoidschuppe (bezw. des Zahnes) obenan stellen. Wir wissen, dass die Anlage einer Plagiostomenschuppe dadurch zu Stande kommt, dass über einer Coriumpapille sich ein inselartiger Complex von Zellen der basalen Epidermisschicht (Schleimschicht) differenzirt. Derselbe bleibt stets dauernd ein Bestandtheil der Epidermis, im Gegensatz zu den zahnbildenden Epithelbezirken des Mundes, welche sich unter Bildung einer Leiste in das anliegende Bindegewebe einsenken, stimmt aber darin überein, dass in beiden Fällen Gestalt und Grösse des Zahnes abhängig sind von der Form und der Ausdehnung des „Schmelzepithels“. Man hat von Anfang an jenen Unterschied nicht als ein Hinderniss betrachtet, die Placoidschuppen und die Zähne in innigste morphologische Beziehungen zu einander zu setzen, obwohl man Bindeglieder, welche den Uebergang zwischen den beiden Typen vermittelten, einstweilen nicht aufzuweisen vermochte. In neuerer Zeit hat Röse diese Lücke von der einen Seite her ausgefüllt, indem er gezeigt hat, dass bei Teleostern, Ganoiden, Urodelen und Crocodilen „sich die ersten Zähne ganz nach Art der Placoidschuppen

als einfache Papillen im Bereich der Kieferschleimhaut bilden“<sup>1)</sup>, worin ihm allerdings bezüglich der Teleosteer A. CARLSSON widersprochen hat<sup>2)</sup>. Auf der anderen Seite ist es mir jetzt durch diese Untersuchung gelungen, darzuthun, dass bei Selachiern auch ausserhalb des Mundes Zähne unter Betheiligung eines in das Corium sich hinabsenkenden „Schmelzorgans“ gebildet werden können, nämlich die Flossenstacheln der Spinaciden. Ob die Flossenstacheln von *Cestracion* sich in derselben Weise verhalten, wird natürlich erst entschieden werden können, wenn wenigstens ihr Bau erst einmal untersucht sein wird. Die Flossenstacheln der Rochen, deren Bau wesentlich abweicht<sup>3)</sup>, mögen sich auch in ihrer Entwicklung ganz anders verhalten. Das „Schmelzorgan“ des *Acanthias*-Stachels ist allerdings von der Schmelzleiste der Mundzähne in zwei Punkten verschieden, und dieser Unterschied scheint mir recht lehrreich zu sein. Es ist erstens nur an der Bildung des einen einzigen Stachels betheiligt, der in jeder Rückenflosse vorhanden ist, während im Munde zahlreiche Zähne in einer dichten Reihe neben einander gebildet werden. Dem entsprechend hat das „Schmelzorgan“ des Flossenstachels die Gestalt eines Zapfens, während die Mundzähne an einer „Schmelzleiste“ entstehen. Zweitens wird, wie wir gesehen haben, der Stachel zwar an der Spitze, sogar in ziemlich erheblichem Grade, abgenutzt, aber nicht abgeworfen und durch neue ersetzt, sondern dauert das ganze Leben lang aus und wächst an der Basis beständig nach. Dem entsprechend ist das Schmelzorgan des Stachels nicht wie die Schmelzleiste der Mundzähne zugleich „Ersatzleiste“. Daraus ergibt sich ohne weiteres, dass ich nicht, wie O. HERTWIG (1874, p. 389) „die Einsenkung der Zahnanlagen betrachten kann als eine Einrichtung, welche durch den sehr lebhaften Ersatz der Zähne herbeigeführt worden ist“. In unserem Falle dürfte vielmehr die Ansicht zutreffen, welche RÖSE in Bezug auf die Mundzähne äussert: „Die Zähne sind im Allgemeinen grössere Gebilde, die nicht im Bereich der dünnen Kieferschleimhaut allein gebildet werden können; ihre Epithelscheide muss vielmehr ins Bindegewebe hineinwachsen, um die erforderliche Grösse zu erlangen“ (1895a, p. 553). Der Flossenstachel ist ein im Vergleich mit den Placoidschuppen und selbst mit den Kieferzähnen derselben Art so ungeheuer

1) C. RÖSE, Das Zahnsystem der Wirbelthiere, in: *Ergeb. Anat. Entw.*, V. 4, 1894, p. 542—591.

2) A. CARLSSON, Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen, in: *Zool. Jahrb.*, V. 8, *Anat.*, 1894, p. 217—244.

3) Vgl. HANNOVER, 1867, BENDA, 1882.

grosser Zahn, dass seine Entwicklung ohne Einsenkung wohl als kaum denkbar bezeichnet werden kann.

Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dass die aussergewöhnliche Steigerung der Maasse durch eine zeitliche Verschiebung der Anlage ermöglicht erscheint oder, in phylogenetischer Betrachtungsweise, eine solche zur Folge gehabt hat. Das Schmelzorgan des Stachels tritt viel früher auf als die Keime der Schuppen; bei dem Embryo, dem der Sagittalschnitt Fig. 15 (Taf. 47) entlehnt ist, sind von den letzteren noch nicht die geringsten Spuren zu erkennen, während der Stachel bereits eine beträchtliche Grösse erreicht hat und in seiner Entwicklung recht weit fortgeschritten ist.

Uebrigens lässt sich zeigen, dass die Bildung eines Schmelzorgans nicht nur die Bedingung für die Vergrösserung, sondern auch die

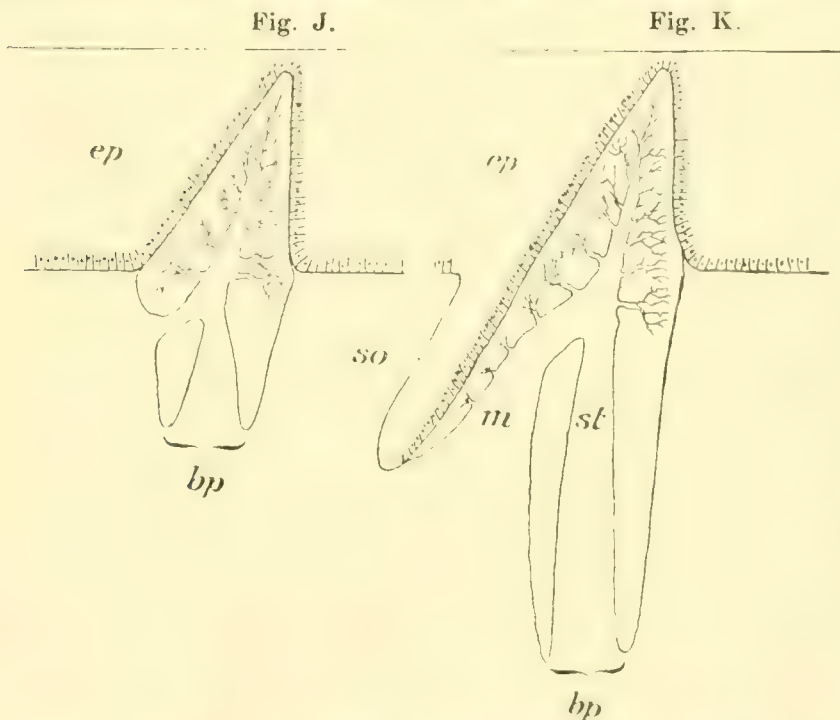


Fig. J. Schema einer in der Entwicklung begriffenen Placoidschuppe. *bp* Basalplatte, *ep* Epidermis.

Fig. K. Schema eines in der Entwicklung begriffenen Flossenstachels. *bp* Basalplatte, *ep* Epidermis, *m* Mantel, *st* Stammhöhle.

Ursache für die wichtigsten Abweichungen im Bau des Stachels gegenüber dem der anderen Zähne sowohl der Haut als des Mundes ist. BENDA war durch seine Untersuchungen zu der Ansicht gelangt, der Flossenstachel sei durch Verschmelzung von zwei wesentlich verschiedenen Theilen entstanden, nämlich eines den Stachelknorpel umhüllenden, hohlen Dentinkegels und einer (halben) Placoidschuppe. Die Bildung eines Dentinkegels, d. h. eines Zahnes, unabhängig von Epithel würde ganz einzig dastehen und in diesem Sinne unverständlich sein; schon aus diesem Grund würden wir uns der BENDA'schen Auffassung nicht anschliessen können. Thatsächlich aber bedarf

es auch der Annahme eines so complicirten Vorganges gar nicht, sondern ich glaube zeigen zu können, dass nichts von allem, was ich über die Entwicklung des Flossenstachels ermittelt habe, uns hindert, in diesem einen einfachen Zahn zu erblicken. Das, was den fertigen Stachel von einem gewöhnlichen Zahn unterscheidet, ist die Sonderung in einen „Stamm“ und einen „Mantel“. Wie ich mir das Verhältniss der beiden zu einander vorstelle, wird am leichtesten verständlich werden, wenn wir von dem Schema einer in der Entwicklung begriffenen normalen Placoidschuppe ausgehen, welche mit ihrem „Stacheltheile“ in der Epidermisscheide, mit ihrer „Basalplatte“ im Corium liegt (Fig. J). Lassen wir nun ein Schmelzorgan in Gestalt eines ins Corium sich hinabsenkenden Epidermiszapfens hinzukommen und an seinem Schmelzepithel entlang die Bildung des Dentins fortschreiten (Fig. K), so wird ein Zahntheil erzeugt, der sich zur „Basalplatte“ der Placoidschuppe ganz so verhält, wie der „Mantel“ zum „Stamm“ des Stachels.

Nicht ohne Absicht habe ich in der Fig. J, welche ich auf Grundlage der fig. 3, tab. 12 von O. HERTWIG (1874) entworfen habe, auf der linken Seite die Basalplatte wie in der Vorlage durch einen Spalt vom Stacheltheil getrennt gezeichnet. Ob derselbe eine typische Bildung ist, kann ich nicht entscheiden; jedenfalls ist eine solche auch in HERTWIG's fig. 8, tab. 13 von einer *Mustelus*-Schuppe dargestellt, und auch auf meinen Schnitten von *Acanthias* finde ich sie. Wie dem aber auch sein möge, bei der Vergleichung des Flossenstachels mit einem Hautzahn müssen wir entweder annehmen, dass eine Durchbohrung des oberen Theils der Basalplatte entweder schon bei diesem vorhanden gewesen oder während der phyletischen Entwicklung des Stachels entstanden ist, da durch eine solche Oeffnung die Höhle des Mantels und die des Stammes mit einander in Verbindung getreten sind. Es dürfte wohl nicht als eine gewagte Vermuthung erscheinen, dass die Ausbildung des Mantels Veranlassung geworden sein könnte, dass ein Stück der Vorderwand des Stammes unterdrückt wurde und dass also auch dieser Zug eine mittelbare Folge des Auftretens des Schmelzorgans ist.

Ich glaube, dass man dieser Auffassung des Stachels den Vorzug nicht streitig machen kann, wesentlich einfacher zu sein als diejenige BENDA's. Allein man wird doch vielleicht einige Einwendungen gegen sie erheben, und zwar z. Th. auf Grund meiner eigenen Darstellung von der Entwicklung, in welcher ich einen in den Präparaten hervortretenden Gegensatz zwischen einer vorderen und einer hinteren Hartsubstanz-

platte mehrfach betont habe. Das habe ich in erster Linie im Interesse einer unbefangenen, möglichst objectiven und der späteren Deutung nicht vorgreifenden Beschreibung gethan. Aus dem Capitel über die Histogenese ergibt sich aber, dass ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Platten nicht besteht, dass beide vielmehr in den wichtigsten Merkmalen mit einander übereinstimmen. Aus diesem Grunde wird man wohl auch nicht zu viel Gewicht darauf legen dürfen, dass beide getrennt von einander auftreten. Wie ich erwähnt habe (S. 697), konnte ich nicht feststellen, ob diese ursprüngliche Trennung auch an der äussersten Spitze vorhanden ist; dass hier sehr früh eine ausserordentlich innige Vereinigung zu Stande kommt, welche von da aus immer weiter nach unten fortschreitet, ist ganz sicher. Vielleicht gehört auch diese Erscheinung in die Kategorie der zeitlichen Verschiebungen der Entwicklungsvorgänge, indem wir anzunehmen haben, dass die Anlage des durch seine Grösse besonders ausgezeichneten „Stammes“, nämlich die augenscheinlich zuerst auftretende „hintere Hartsubstanzplatte“, derjenigen der übrigen Theile vorausseilt. In diesem Sinne werden wir vermuthlich auch die den sonstigen Beobachtungen widersprechende Thatsache zu beurtheilen haben, dass in der Stachelentwicklung nicht der Schmelz zuerst auftritt (vgl. KLAATSCH, 1890, p. 236) — wohl aber das Schmelzorgan! — sondern eben die „hintere Hartsubstanzplatte“.

Weitere Bedenken gegen meine Auffassung des Stachels wird man vielleicht der Histologie desselben entlehnen und mir zunächst entgegen halten, dass ich den durch frühere Untersuchungen (O. HERTWIG 1874, KLAATSCH 1890) festgestellten wesentlichen Unterschied zwischen „Stacheltheil“ und „Basalplatte“ gänzlich vernachlässige. Danach soll nur der erstere aus Dentin, die letztere aber aus einem Gewebe bestehen, das HERTWIG „Cement“ nennt, während KLAATSCH meint, es bestehe Angesichts der Thatsache, dass „das Umschlossenwerden der Bildungszellen beim Knochengewebe eine sehr untergeordnete Bedeutung besitze“ (Teleosteer mit zellenfreien Knochen), kein Grund, weshalb es nicht „als Knochengewebe bezeichnet werden sollte“ (1890, p. 239).

Bei den ausserordentlich nahen Beziehungen, welche zwischen den verschiedenen Hartsubstanzen der Wirbelthiere, Knochen, Dentin, Cement etc., bestehen, würde ich von vorn herein nicht im Stande sein, auf solche histologischen Unterschiede sehr grosses Gewicht zu legen. Indessen glaube ich von allen theoretischen Erörterungen darüber absehen zu können, da aller Wahrscheinlichkeit nach die in Rede

stehende Schwierigkeit nur eine vermeintliche sein dürfte: thatsächlich besteht auch die „Basalplatte“ der Placoidschuppen gleich dem „Stacheltheil“ aus Dentin. Zu dieser Behauptung veranlassen mich theils gelegentliche eigene Beobachtungen an den Schuppen von *Acanthias*, in denen ich von dem weitesten Theil der Pulpahöhle charakteristische „Dentincanälchen“ in die Basalplatte eintreten sehe, theils eine in R. HERTWIG's „Lehrbuch der Zoologie“ (2. Aufl. 1893, p. 433, fig. 460) veröffentlichte Abbildung HOFER's, in welcher das Dentincanalsystem der Basalplatte in grösster Vollständigkeit und absoluter Uebereinstimmung mit demjenigen des Stacheltheils dargestellt ist. Leider hat HOFER sonst über die Beobachtung noch nichts publicirt.

Hält man aber meine Deutung des Stammtheiles des Stachels als „Basalplatte“ durch die übrigen Argumente für gut begründet, so muss derselbe jedenfalls als der, schon vermöge seiner Grösse, geeignetste Gegenstand zur Beobachtung der Dentinstructur der letzteren bezeichnet werden, denn dass im ausgebildeten Stachel der Stamm aus Dentin besteht, kann keinem Zweifel unterliegen; es stimmt in seiner Structur mit dem typischen Dentin anderer Elasmobranchierzähne vollkommen überein.

Mag nun aber der Stamm des Stachels der Basalplatte entsprechen oder nicht, sicher wird durch meine Beobachtungen ein Satz umgestürzt, den RÖSE (1895, p. 552) bezüglich des Verhältnisses des Dentins zum Schmelzorgan aufgestellt hat, wonach „regelrechtes Dentin stets nur an der Innenfläche einer epithelialen Mantelform, der Epithelscheide, seinen Ausgang nehmen kann“. Von einer „Epithelscheide“, nämlich vom Schmelzorgan, ist nur das Dentin des „Mantels“ abhängig, dasjenige des „Stammes“ dagegen zeigt dazu gar keine oder höchstens indirecte Beziehungen, in so fern als der Mantel im Spitzentheil des Stachels mit dem Stamm sich verbindet; dennoch erlangt das letztere eine weit mächtigere Ausbildung als das erstere.

Der Stamm stellt auch im ausgebildeten Stachel, wie wir gesehen haben, einen Hohlkegel dar, indem sich in seinem Innern ein ziemlich weiter Canal erhält, von dem die seine Wand durchsetzenden Dentincanäle ihren Ausgang nehmen. Ich habe bereits erwähnt, dass JÄKEL (1890, p. 121) die Bezeichnung „Pulpa“ für den Hohlraum und das ihn erfüllende Gewebe nicht gelten lassen will, „weil von ihr nicht eigentlich die Bildung des Zahnes ausgeht, sondern von den zahlreichen Vasa, welche das Dentin der Wände durchziehen. Sie ist nur ein innerer, noch nicht zu Dentin verkalkter Hohlraum, der allerdings bei jüngeren Formen sehr weit bleibt und in Folge der Reduc-

tion ihn umgebender Vasa die Functionen einer Pulpa übernimmt“. Was JÄKEL in dem ersten Satz als „Vasa“ bezeichnet, das sind die Denticanäle oder Dentinröhrchen unserer Beschreibung. Dass er sie „Vasa“ nennt und im zweiten Satz von einer Erhaltung eines pulpaartigen Raums in Folge der Reduction der ihn umgebenden Vasa spricht, lässt darauf schliessen, dass er sie für Canäle hält, welche den „Vasa“ des sog. Vasodentins entsprechen, und dieses, in welchem statt einer einheitlichen Pulpahöhle ein netzartiges System enger Canäle vorhanden ist, betrachtet er (1890, p. 93) als die phylogenetisch ältere Form des Dentins. Auf die letztere Ansicht will ich nicht eingehen, die erstere jedoch muss ich bestimmt zurückweisen. Ebenso wenig wie die Denticanäle der Zähne haben die des Flossenstachels von *Acanthias* mit den Canälen des Vasodentins etwas gemein. Diese sind von Blutgefässen durchzogene Canäle, die man recht wohl, wie es z. B. RÖSE thut (1895 a, p. 203), mit den HAVERS'schen Canälen des Knochens vergleichen kann. Die Canäle im Dentin des Stachels und des „Stacheltheils“ der Placoidschuppen aber enthalten nichts als Odontoblasten bzw. deren Fortsätze. Allerdings ist nicht zu leugnen, dass die Denticanäle der Elasmobranchierzähne denen der Amniotenzähne nicht vollkommen entsprechen. Mag auch bei diesen eine Verästelung vorkommen, für die Elasmobranchier ist eine baumartige Verästelung geradezu charakteristisch, und ich habe oben (S. 705) gezeigt, wie dieselben durch allmähliche Zusammenfassung einer grösseren Zahl von Odontoblasten zu einem Bäumchen zu Stande kommt. In den weiteren, stammartigen centralen Theilen derselben sieht man oft deutlich mehrere Zellen mit ihren Kernen liegen, und man kann deshalb mit einem gewissen Recht die Bäumchen oder wenigstens ihre weiteren Abschnitte als Theile der Pulpahöhle auffassen, was sie ja natürlich Anfangs auch gewesen sind. Darum aber der Pulpahöhle selber die Benennung als solche streitig zu machen, dazu liegt kein Grund vor.

Dass die Denticanäle etwas ganz anderes sind als das Canalnetz des Vasodentins, lässt sich wohl an keinem Object schlagender nachweisen, als gerade an dem unsrigen, hat doch der Stachel nicht nur in seinem Stamm „Pulpodentin“, sondern auch in seinem Mantel ganz charakteristisches „Vasodentin“ aufzuweisen. Die Umschliessung seiner Canäle durch Dentinschichten erinnert in so auffallender Weise an das Verhalten der HAVERS'schen Lamellen des Knochens, dass man das Bedenken, welches KLAATSCH wegen des angeblichen Mangels solcher Lamellen gegen die Bezeichnung der Canäle als HAVERS'scher Canäle erhebt (1890, p. 251), nicht allzu schwer nehmen wird. Da wir die

Entstehung des Canalnetzes durch Reduction eines ununterbrochenen Hohlraums verfolgt haben, so braucht hier nur auf die obige Darstellung (S. 692 u. 698) verwiesen zu werden.

Zum Schluss möchte ich nur noch in aller Kürze auf ein paar meiner histologischen Befunde zurückkommen, zunächst auf die Thatsache, dass in einem meines Wissens bei Elasmobranchiern bisher nicht beobachteten Umfang Bindegewebsfasern an der Bildung des Stachels und zwar gerade an der ersten Bildung der Hartsubstanz theilnehmen. Dass Bindegewebsfasern in das Dentin und besonders in die Substanz der Basalplatte eintreten, ist allerdings schon von O. HERTWIG (1874) angegeben und später bestätigt worden, doch scheint man denselben nicht einen wesentlichen Antheil am Aufbau der Hartsubstanz zugeschrieben zu haben. Nach meinen Beobachtungen liefern sie während aller Entwicklungsstadien bis zum ausgebildeten Zustande hin die Grundlage sowohl für den Stamm- als für den Manteltheil des Stachels, und erst später lagert sich an diese primäre, fasrige Grundsubstanz ein homogenes Dentin an, das möglicher Weise ganz ohne Betheiligung von Bindegewebsfasern entsteht, wohl sicher aber solche höchstens in ganz spärlichem Maasse umschliesst. Die meisten Beobachter geben in Bezug auf die von ihnen im Zahn gefundenen Fasern, die sie den SHARPEY'schen Fasern des Knochens vergleichen, an, dieselben seien unverkalkt geblieben. Ob und wie weit das auch von den Fasern im Flossenstachel gilt, habe ich nicht ausdrücklich festzustellen versucht, doch glaube ich bestimmt, dass wenigstens diejenigen, welche die Längsfaserschicht des Stammes bilden, im ausgebildeten Stachel verkalkt sind, wahrscheinlich auch diejenigen der oberflächlichen Mantelschicht. Spätere Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob Bindegewebsfasern auch bei der Bildung der normalen Placoidschuppen und Mundzähne der Elasmobranchier<sup>1)</sup> eine grössere Rolle spielen, als man bisher angenommen hatte. Dass dies wenigstens in einigen Fällen so sein dürfte, dafür sprechen HILGENDORF's Beobachtungen über den Bau der Rostralzähne von *Pristis*<sup>2)</sup>, die ich nach eignen Untersuchungen so weit zu bestätigen vermag.

---

1) Ich beschränke meine Erörterungen absichtlich auf die Elasmobranchier. Für die Zähne der Teleosteer ist eine ausgedehnte Betheiligung von Fasern an der Dentinbildung durch HEINCKE nachgewiesen (1873). Vgl. auch v. EBNER, Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese, in: J. SCHEFF, Handbuch der Zahnheilkunde, 1890, p. 222.

2) F. HILGENDORF, Einige Bemerkungen über die Histologie der *Pristis*-Zähne, in: SB. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1880, p. 109.

HILGENDORF gedenkt noch einer anderen Eigenthümlichkeit der *Pristis*-Zähne, welche diesen mit den Flossenstacheln gemein ist, nämlich der Anwesenheit von Pigment: „Die Einstreuung eines schwarzen, feinkörnigen Pigments an der dorsalen (belichteten) Seite des Zahns ist ebenfalls für Dentin ungewöhnlich, wenn nicht überhaupt die einzige Ausnahme“. Auch in diesem Falle wird sich die Sache, so weit ich beurtheilen kann, durch eine Berichtigung vermeintlicher Beobachtungen erledigen lassen. Wenigstens finde ich, dass die Placoidschuppen von *Acanthias* in diesem Punkte sich nicht vom Flossenstachel unterscheiden; auch sie enthalten Pigment und zwar nur an der unteren, d. h. der Haut zugekehrten Seite ihres Stacheltheils<sup>1)</sup>. Dasselbe ist stern- oder netzförmig angeordnet und liegt in der oberflächlichsten Dentinschicht, verhält sich also in diesen beiden Beziehungen ganz wie im Flossenstachel. So stellt sich also abermals eine vermeintliche Abweichung als eine Bestätigung meiner Auffassung heraus, dass der Flossenstachel ein echter Hautzahn ist.

Zum Schluss möchte ich Herrn Prof. Dr. SPENGEL für die Anregung zu vorstehender Arbeit und die mir bei der Fertigstellung derselben gewährte Unterstützung auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank zum Ausdruck bringen.

---

1) O. HERTWIG bildet in einer Schuppenanlage von *Heptanchus cinereus* an der entsprechenden Stelle gleichfalls Pigment ab (1874, tab. 12, fig. 10). Ferner sollen bei *Scymnus lichia* die Endausläufer der Dentinröhrchen mit Pigmentkörnchen gefüllt sein. Ob dieses Pigment, das nach HERTWIG's fig. 2, tab. 12, auch auf der oberen Seite der Schuppe vorhanden ist, dem von mir beobachteten entspricht, ist sehr zweifelhaft. Dass letzteres in den Dentinröhrchen liegt, glaube ich nicht.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- AGASSIZ, L., 1833—43, *Recherches sur les poissons fossiles*, V. 3.
- BENDA, C., 1882, Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier, in: *Arch. Mikrosk. Anat.*, V. 20, p. 246—270, tab. 16.
- BRONN, H. G., 1851—52, *Lethaea geognostica*.
- CARLSSON, A., 1894, Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen, in: *Zool. Jahrb.*, V. 8, *Anat.*, p. 217—244.
- DUMERIL, A., 1865, *Histoire naturelle des poissons*.
- HANNOVER, A., 1867, Om Bygningen og Udviklingen af Skjæl og Pigge hos Bruskfisk, in: *Dansk. Vid. Selsk. Skr.* (5) V. 7, p. 483—530, tab. 1—4.
- HEINCKE, FR., 1873, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere, in: *Zeitschr. f. wiss. Zoolog.*, V. 23, p. 495—591, tab. 27—29.
- HERTWIG, O., 1874, Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 8, p. 331—404, tab. 12 u. 13.
- HILGENDORF, F., 1880, Einige Bemerkungen über die Histologie der Pristis-Zähne, in: *SB. Ges. Natf. Freunde Berlin*, 1880, p. 109.
- HUBRECHT, A. A. W., 1876—1885, Die Fische, in: *BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs*, V. 6, Abth. 1, Lief. 1—4.
- JÄKEL, O., 1890, Ueber Flossenstacheln oder Ichthyodorulithen im Allgemeinen, in: *SB. Ges. Natf. Freunde Berlin*, 1890, p. 119—131, 4. Figg.
- 1890 a, Ueber die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung *Pristiophorus*, in: *Z. Deutsch. Geol. Ges.*, 1890, p. 86—121.
- KLAATSCH, H., 1890, Zur Morphologie der Fische und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe, in: *Morph. Jahrb.*, V. 16, p. 97—202, 209—258, tab. 6—8.
- MAYER, P., 1886, Die unpaaren Flossen der Selachier, in: *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, V. 6, p. 217—285, tab. 15—19.
- QUENSTEDT, F. A., 1885, *Handbuch der Petrefactenkunde*, 3. Aufl.
- RÖSE, C., 1895, Ueber die Zahnentwicklung von *Chlamydoselachus anguineus*, in: *Morph. Arb.* (SCHWALBE), V. 4, 1895, p. 193—206.
- 1895 a, Das Zahnsystem der Wirbelthiere, in: *Ergeb. Anat. Entw.*, V. 4, 1894, p. 542—591.
- THACHER, J. K., 1878, Median and paired fins, in: *Trans. Connecticut Acad.*, V. 3, p. 281—310, tab. 49—60.
- ZITTEL, K. A., 1887—90, *Handbuch der Paläontologie, Paläozoologie*, V. 3.

## Erklärung der Abbildungen.

### A b k ü r z u n g e n.

- a* Die Abnutzung an der Vorderkante der Spitze des Stachels.  
*bd* Bindegewebe.  
*bg* Blutgefäss.  
*br* Brücken, durch welche das Schmelzorgan mit der Epidermis zusammenhängt.  
*bz* Blutzelle.  
*cf* Dentinschicht des Stammtheils mit centrifugal verlaufenden Röhren.  
*cp* Dentinschicht des Stammes mit centripetal verlaufenden Röhren.  
*cu* Corium.  
*d* Dentin.  
*dh* Geschichtetes Dentin, welches die Pulpacanäle des Stammtheils umgiebt und in Folge stärkerer Lichtbrechung unter dem Mikroskop heller erscheint.  
*dr* Dentinrohr.  
*er* Zuerst gebildete Rinne vor der Stachelanlage, welche später wieder verschwindet.  
*ep* Epidermis.  
*f* Bindegewebsfaser.  
*fb* Bindegewebsfaserbündel.  
*fd* Faserdentin.  
*fp* Faserplatte.  
*fs* Fasersubstanz.  
*ha* Vordere bzw. äussere Hartschubstanz.  
*hi* Hintere bzw. innere Hartschubstanz.  
*he, ho* Beim Entkalken entstandener Hohlraum. (Bemerk.: *he* und *ho* bedeuten dasselbe.)  
*kn* Knorpelstab.  
*kn\** Knorpel der Flosse.  
*kr* Krone des Stachels.  
*l* Längsfaserschicht des Stammtheils.  
*m* Mantel.  
*n* Linie, in welcher die gegenüberliegenden Wände der früheren Pulpa-  
 höhle sich vereinigt haben.  
*od* Odontoblasten.  
*pc* Pulpacanäle des Mantels.  
*pch* Perichondrium.  
*ph* Pulpahöhle.  
*pi* Pigment.  
*pm* Mittlere Pulpahöhle.  
*pr* Prächondrales Gewebe.  
*ps* Seitliche Pulpahöhle.  
*pl* Schuppenanlage.

- r* Rinne hinter der Schutzkappe.  
*ra* Aeussere Randschicht des Stammtheils.  
*rc* Randcanal.  
*ri* Innere Randschicht des Stammtheils  
*s* Schmelz.  
*se* Schmelzepithel.  
*so* Schmelzorgan.  
*sk* Schutzkappe.  
*sp* Spalte, durch welche die Pulpahöhle mit der Cutis der Flosse in Verbindung steht.  
*st* Stammtheil.  
*v* Kielbildender Vorsprung des Mantels.  
*vb* Verbindungsstück zwischen Schmelzorgan und Epidermis.  
*w* Wurzel des Stachels.  
*z* Zellen, welche der Faserplatte anliegen.

## Tafel 46.

- Fig. 1. Der ganze losgelöste Stachel in natürlicher Grösse.  
 Fig. 2. Querschnitt durch die Stachelwurzel. 1/1.  
 Fig. 3. Medianer Längsschliff durch einen von Weichtheilen und Knorpel befreiten Stachel. Um ihn in dem gewünschten Maassstab abbilden zu können, sind zwei Abschnitte weggelassen worden. 14/1.  
 Fig. 4. Der Theil von Fig. 3, welcher die Grenze von Krone und Wurzel enthält, stärker vergrössert. 50/1.  
 Fig. 5. Theil eines Querschliffs durch den untersten Theil der Krone. 50/1.  
 Fig. 6. Theil eines Querschliffs durch die Krone. Derselbe ist höher als Fig. 5 geführt und zeigt den kielförmigen Vorsprung. 85/1.  
 Fig. 7. Wie Fig. 6, aber noch näher der Spitze. 85/1.  
 Fig. 8. Ganzer Querschliff durch die Spitze des Stachels.  
 Fig. 9. Tangentialer Längsschliff, welcher das Canalnetz des Mantels zeigt. 14/1.

## Tafel 47.

- Fig. 10. Drei Dentinröhrchen; am Grunde die Odontoblasten.  
 Fig. 11. Ein Dentinröhrchen, welches in einer der hinteren Ecken der Pulpahöhle seinen Ursprung nimmt.  
 Fig. 12. Theil eines Querschliffs durch den Mantel und die oberste Schicht des Stammtheils. 580/1.  
 Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch die Stachelanlage eines ganz jungen Embryos (Stadium A). 200/1.  
 Fig. 14. Medianer Längsschnitt durch die Stachelanlage eines etwas älteren Embryos (Stadium B). 200/1.  
 Fig. 15. Derselbe von einem ältern Embryo (Stadium C). 200/1.  
 Fig. 16—18. Querschnitte durch die oberen Theile einer Stachelanlage vom Stadium C. 200/1.  
 Fig. 16. Schnitt durch die Spitze (Schnitt 5). Es sind einzelne Dentinröhrchen sichtbar.

Fig. 17. Desgl. weiter unten (Schnitt 13). Die Mittel- und eine Seitenhöhle werden sichtbar.

Fig. 18. Desgl. weiter unten (Schnitt 17). Die drei Hohlräume sind sichtbar, in dem mittleren die aus prächondralem Gewebe bestehende Anlage des Knorpelstrahls.

#### Tafel 48.

Fig. 19—22. Querschnitte durch die unteren Theile einer Stachelanlage vom Stadium C.

Fig. 19. Schnitt 20. Die drei Höhlen treten mit einander in Verbindung. 200/1.

Fig. 20. Schnitt 38. Die beiden Hartsubstanzplatten sind völlig von einander getrennt. Das Schmelzorgan löst sich von der Epidermis los. 200/1.

Fig. 21. Schnitt 102. 200/1.

Fig. 22. Schnitt 215. Die unterste Spitze des Schmelzorgans ist noch getroffen, die hintere Hartsubstanzplatte beginnt sich zu theilen. 145/1.

Fig. 23. Längsschnitt durch die erste Anlage der Hartsubstanz am untern Ende des Mantels. Die Bindegewebsfasern bilden eine dem Schmelzorgan anliegende Faserschicht. 325/1.

Fig. 24. Querschnitt durch den hinteren Rand des Mantels an der Stelle, wo eben die Hartsubstanz desselben sich zu bilden beginnt. WINKEL, Obj. 9, Oc. 3 (Stadium D).

#### Tafel 49.

Fig. 25. Querschnitt durch den Mantel, welcher die Betheiligung von Bindegewebsbündeln an der Hartsubstanzbildung zeigt. WINKEL, Obj. 9, Oc. 3.

Fig. 26. Querschnitt durch den Stammtheil eines Stachels vom Stadium D. WINKEL, Obj. 9, Oc. 3.

Fig. 27. Längsschnitt durch das unterste Ende eines Stammtheils, um die Bildung der Hartsubstanz aus Bindegewebsfasern zu zeigen. 325/1.

Fig. 28. Vollständiger Längsschnitt durch eine Stachelanlage vom Stadium D. 17/1.

Fig. 29—32. Querschnitte durch eine Stachelanlage vom Stadium D.

Fig. 29. Querschnitt durch die Spitze (Schnitt 25). Es sind nur einige Pulpacanalchen sichtbar. 115/1.

Fig. 30. Schnitt 97. Die Pulpahöhle zerfällt in einen mittleren und zwei seitliche Hohlräume, Die hintere helle Substanz bildet eine Rinne. 115/1.

Fig. 31. Schnitt 224. Die Ränder der hinteren sich heller färbenden Substanz nähern sich einander. 115/1.

Fig. 32. Schnitt 310. Die hintere, sich heller färbende Substanz schliesst sich zu einem Rohr. 85/1.



LACERTA





LACERTA





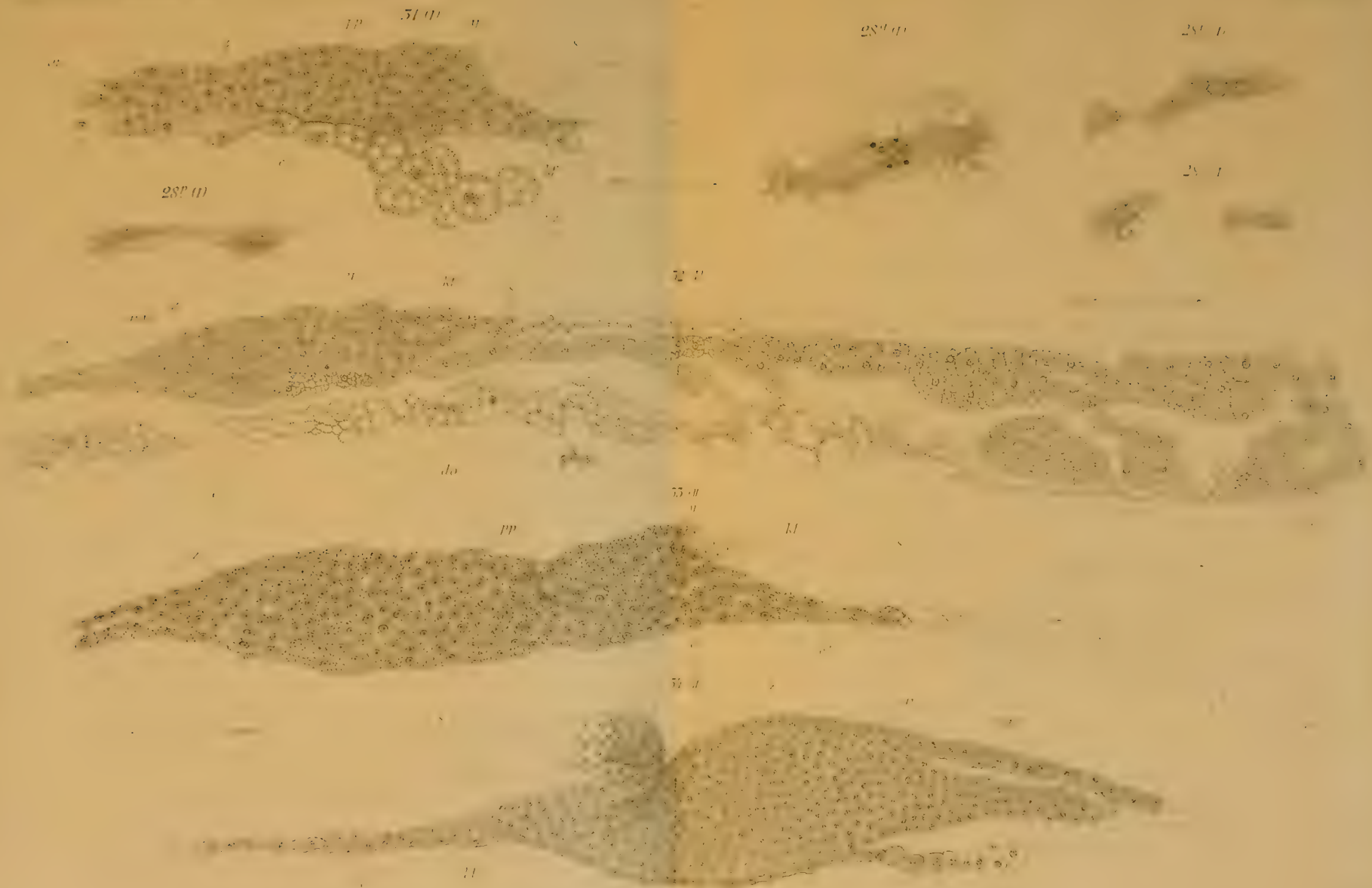
LACERTA



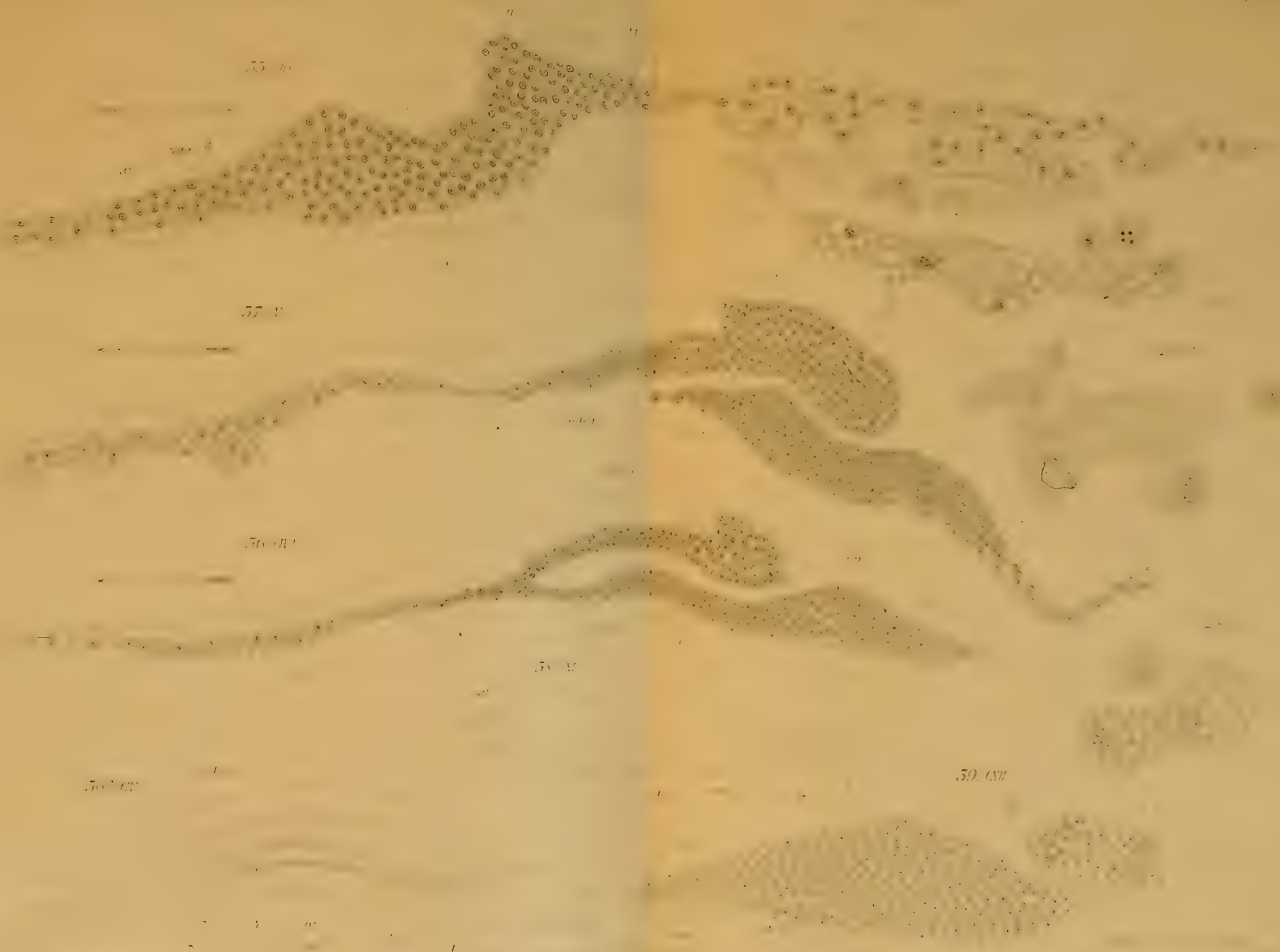
$$\frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} \right)^n = \frac{1}{2^{n+1}} \quad \text{for } n \geq 0$$

## LACERTA



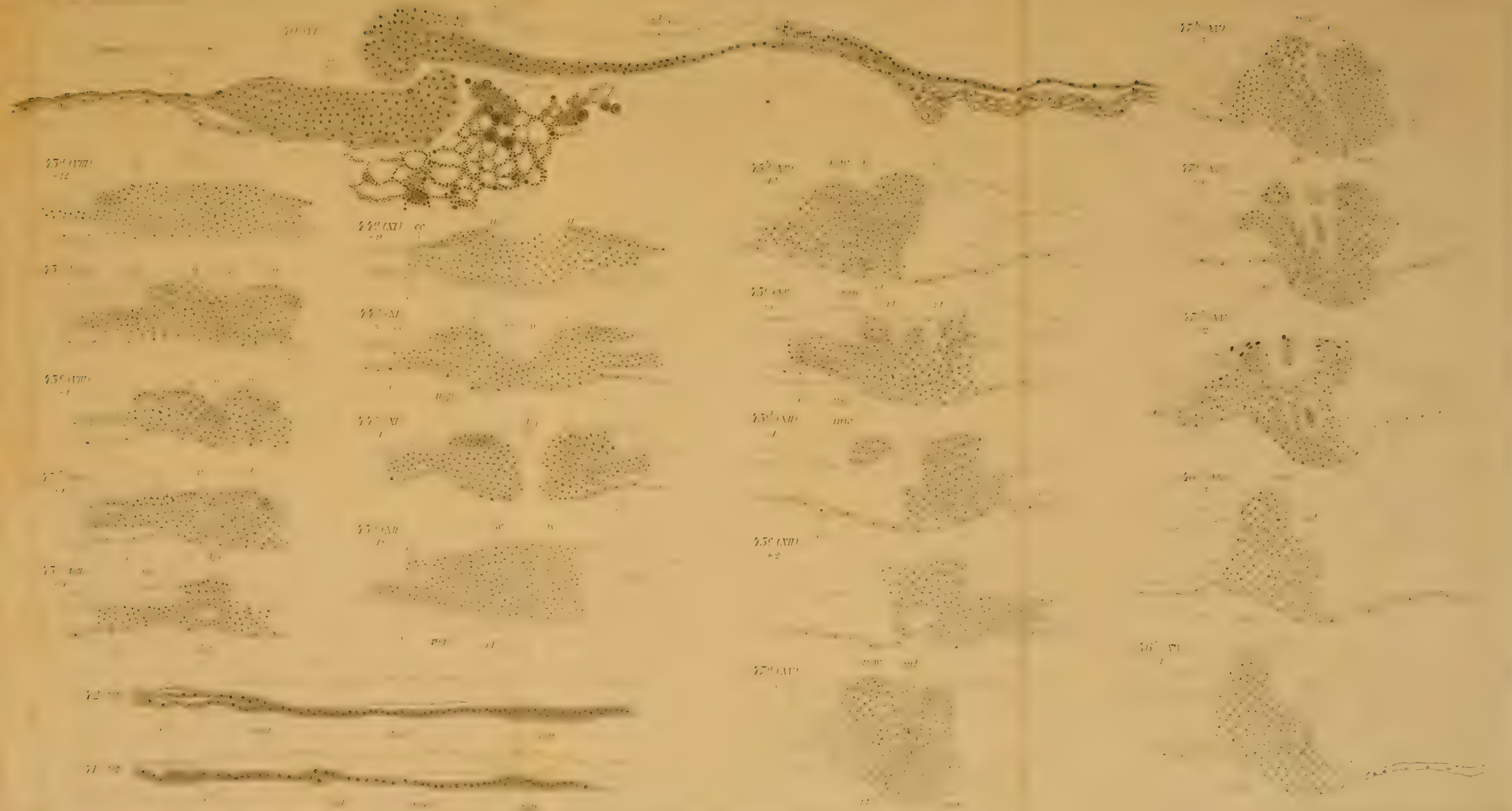






LACERTA

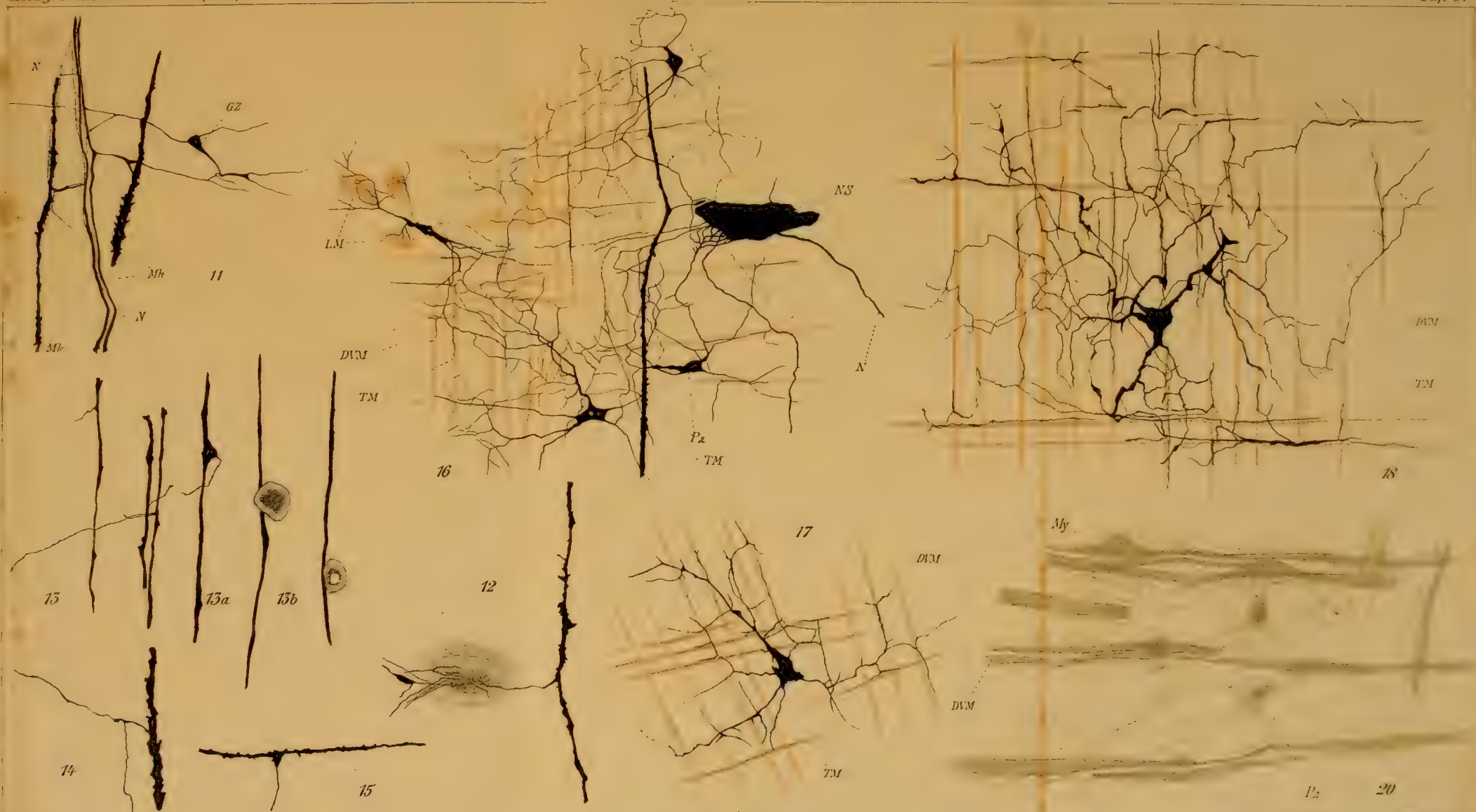




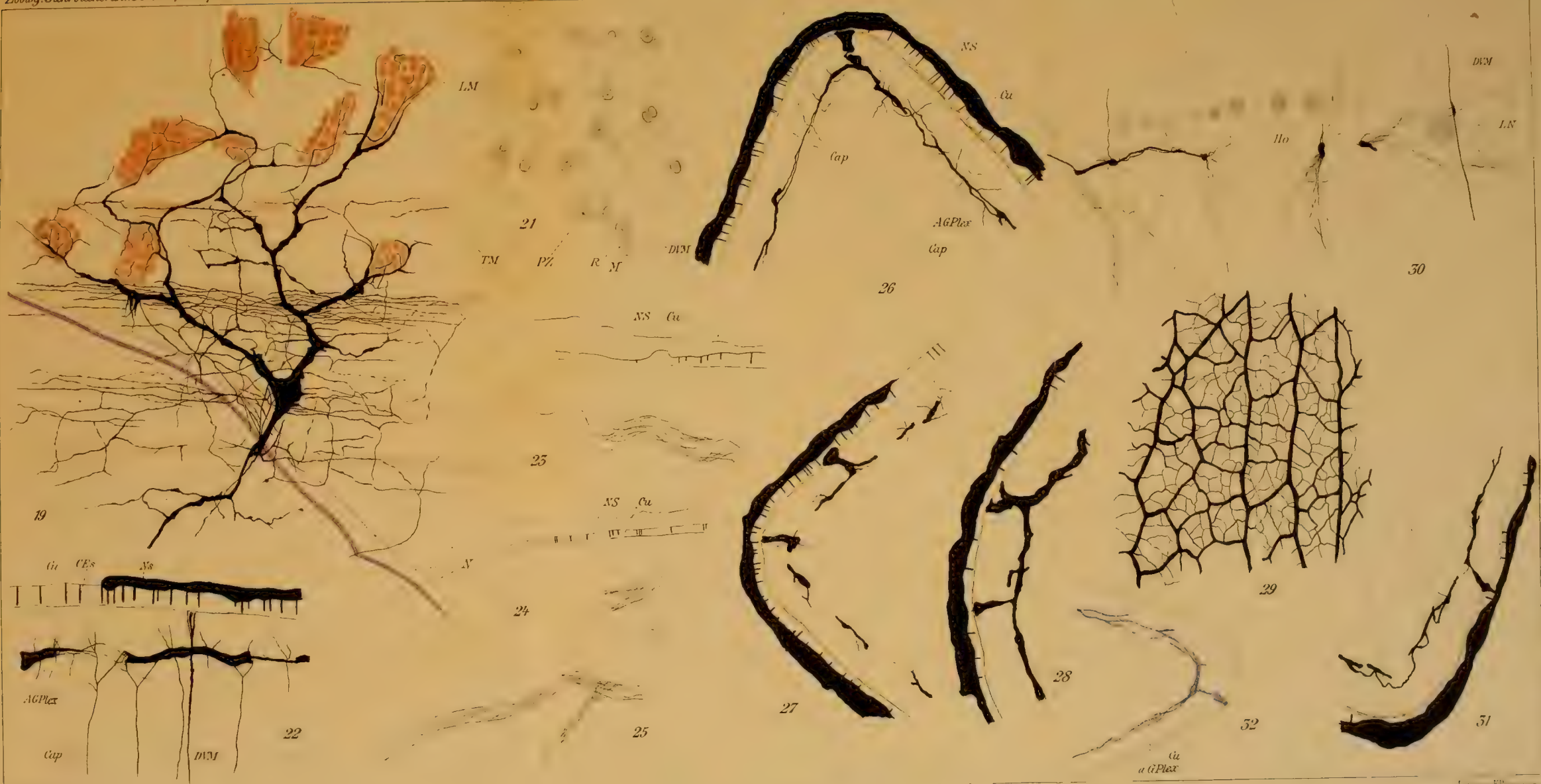




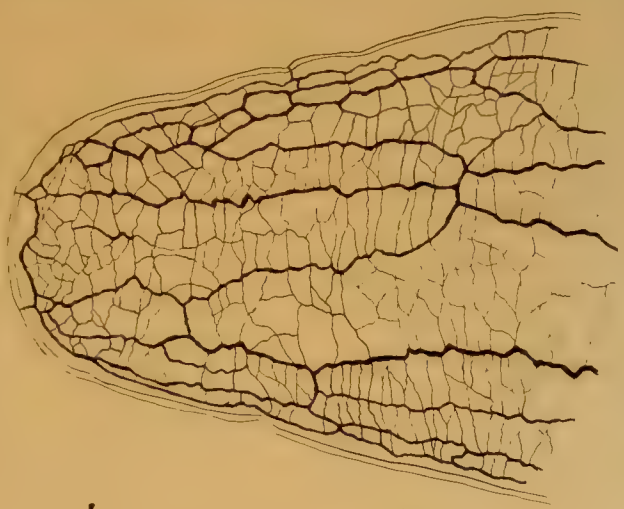












34



33

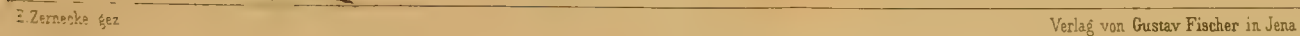


35

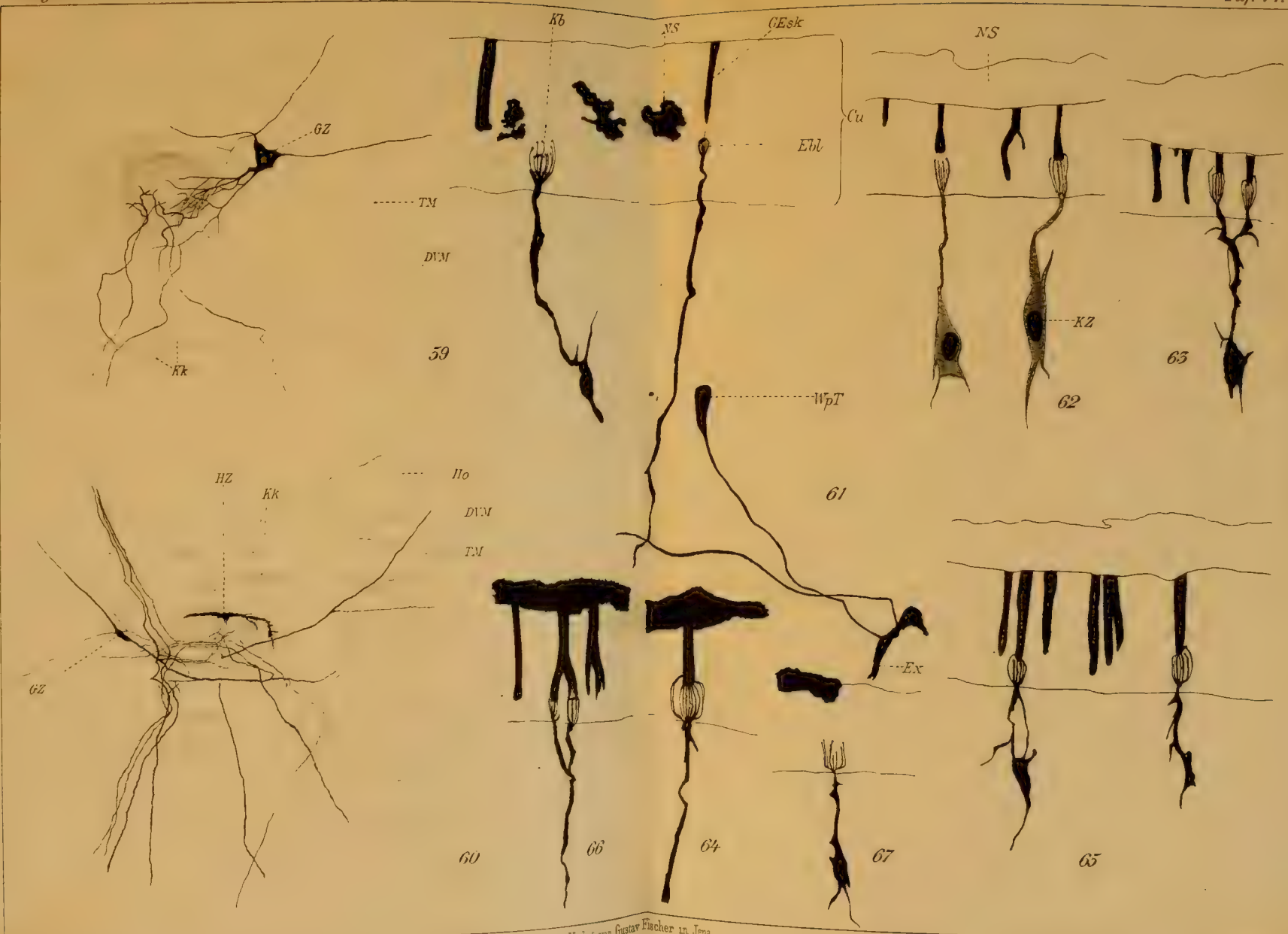














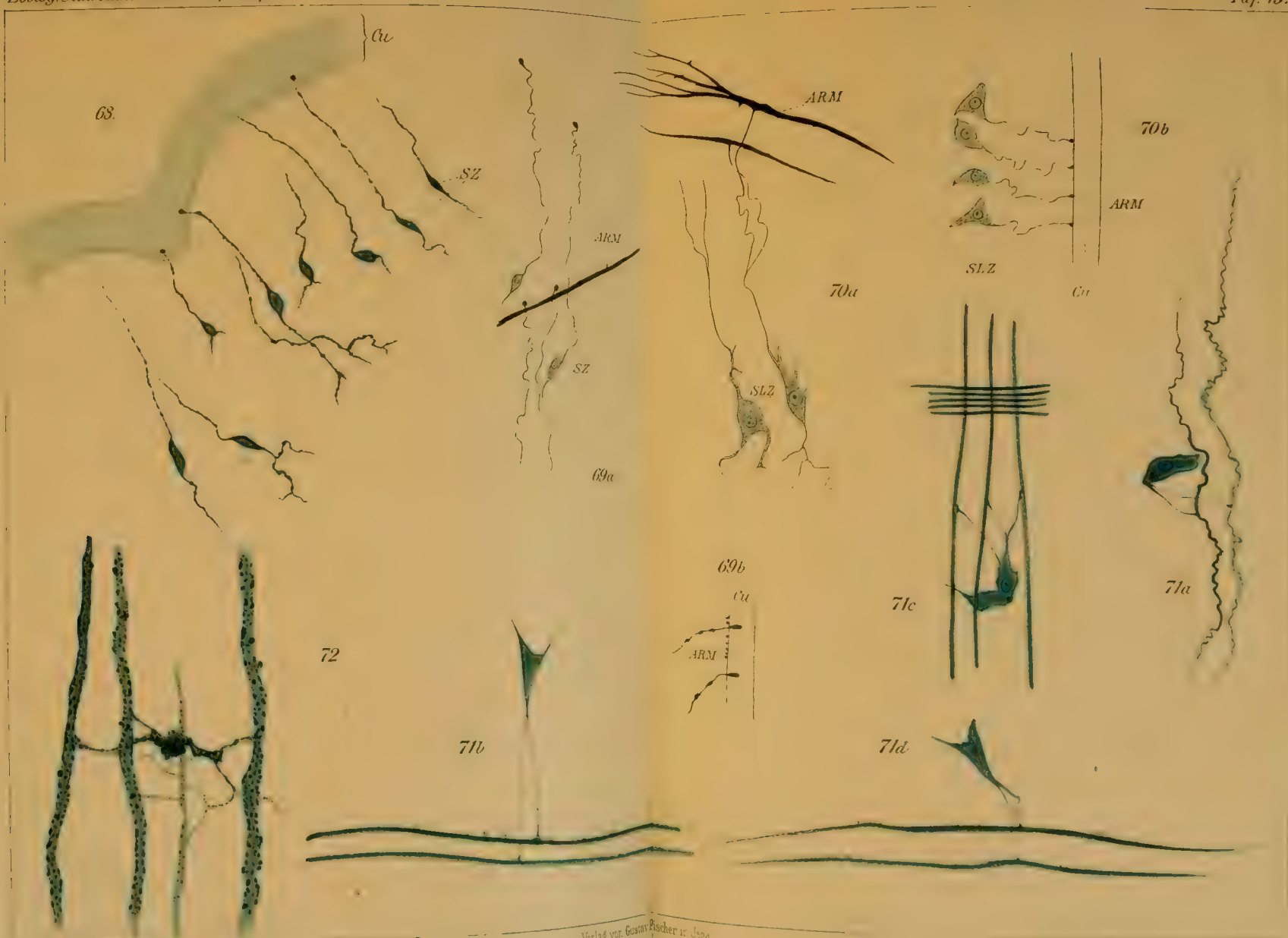




Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

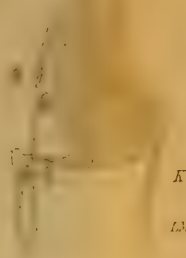


Fig. 6



Fig. 17

Fig. 5



H  
LM  
LX  
W  
P

Fig. 9



th  
u  
p

Fig. 19



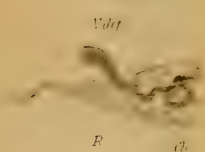
a  
LM  
S

Fig. 7



th  
u  
p  
Sph  
C  
Ch

Fig. 8



P  
Ch

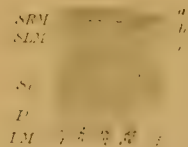


Fig. 6

SRM  
SLM  
S  
P  
LM

Fig. 4



LM  
VH  
H  
B  
Vdef  
D  
K

Fig. 10



P  
D  
K

Fig. 11



Fig. 12



Fig. 15



Fig. 14



Fig. 13



D  
Ds  
P









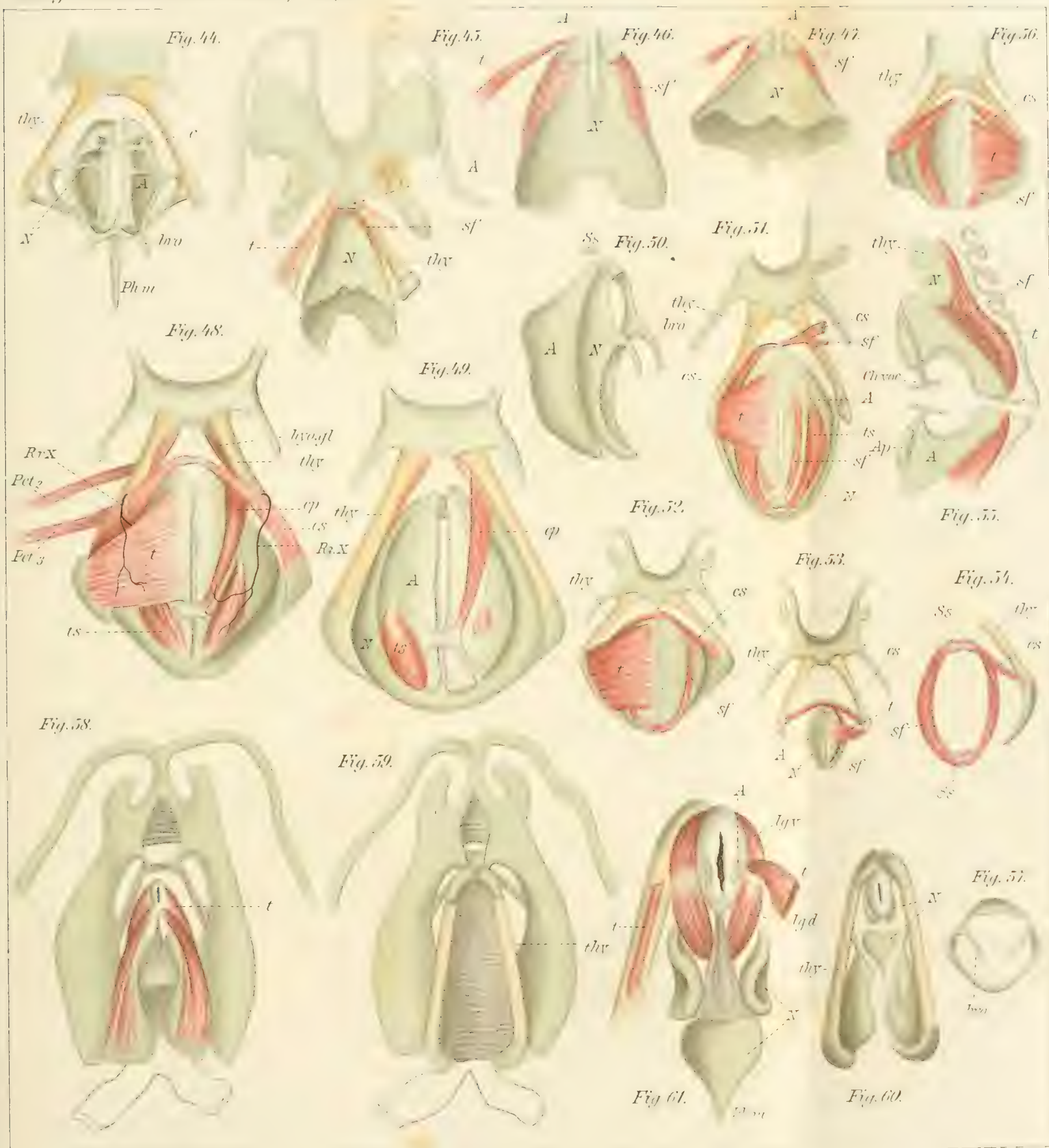














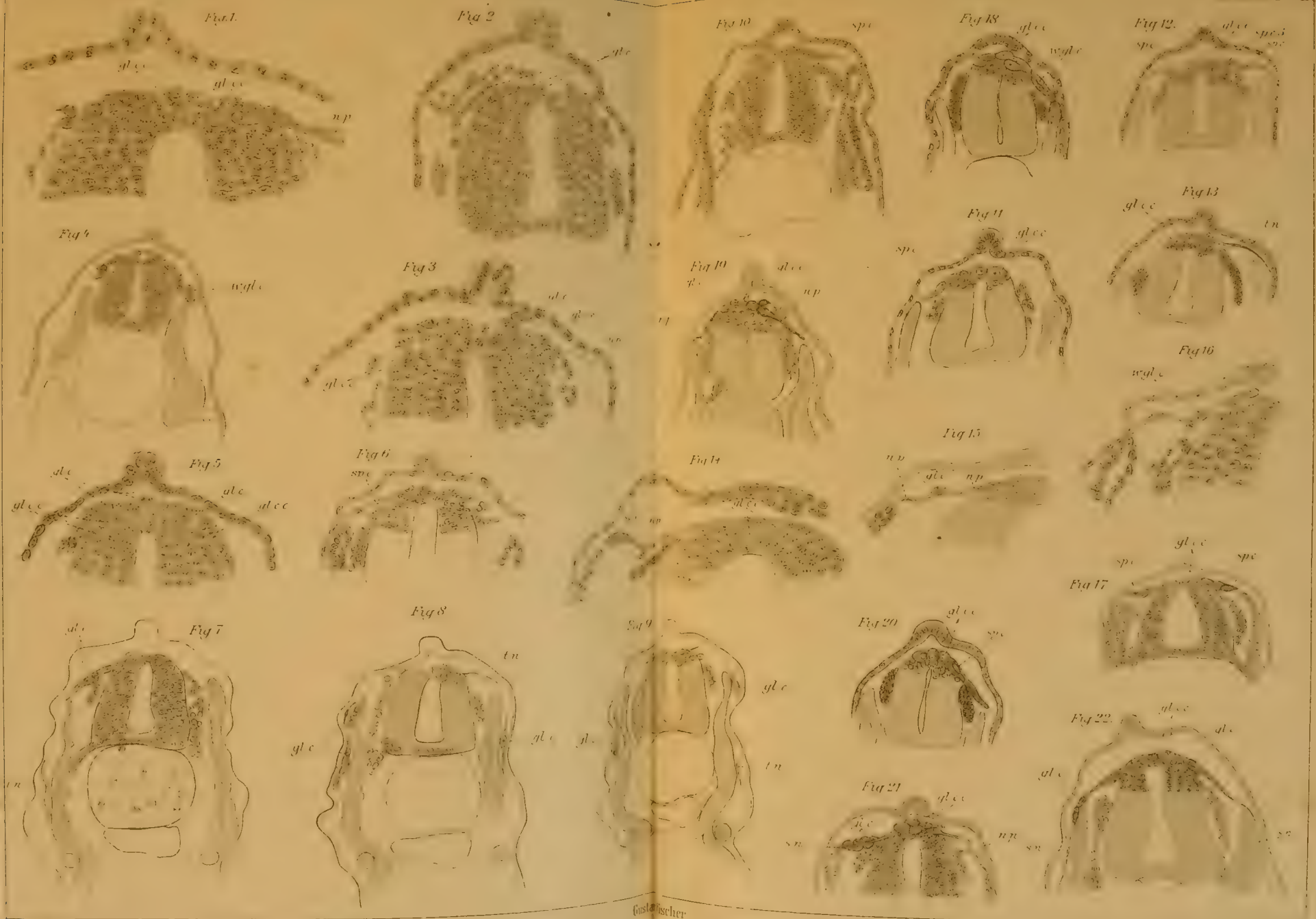








Fig. 41.

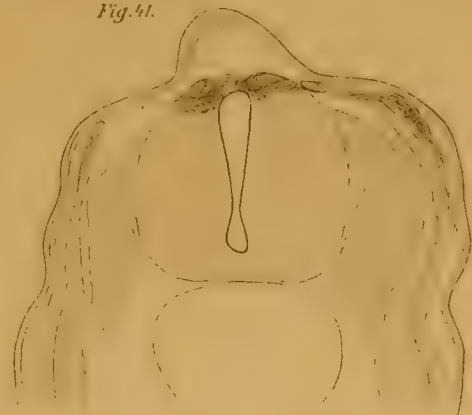


Fig. 45



Fig. 48

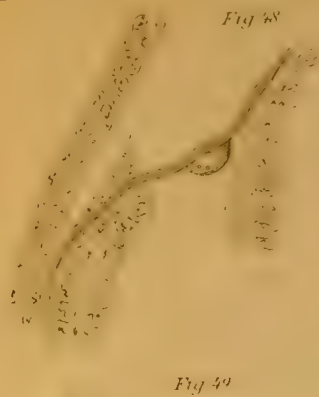


Fig. 52



Fig. 53

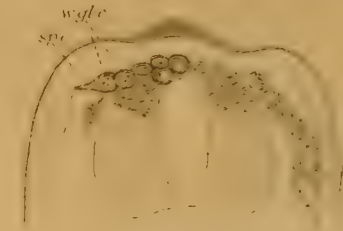


Fig. 56

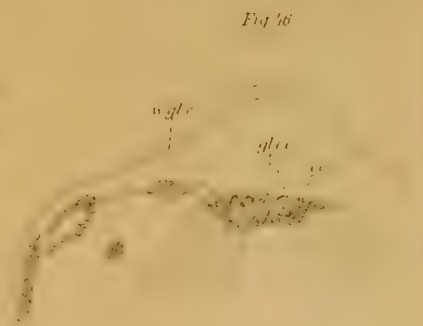


Fig. 49

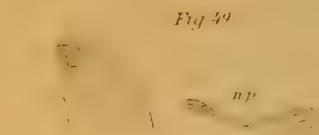


Fig. 54



Fig. 42

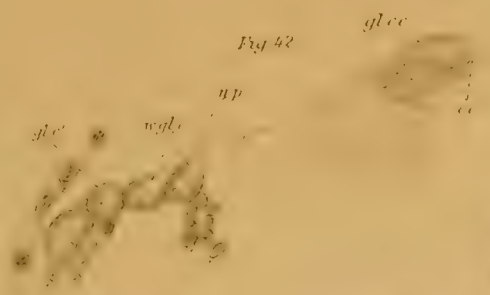


Fig. 51

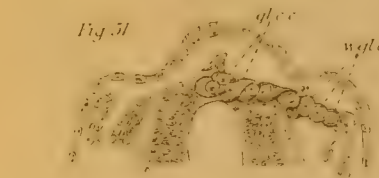


Fig. 57

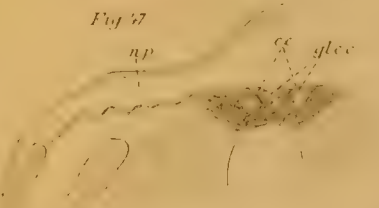


Fig. 55

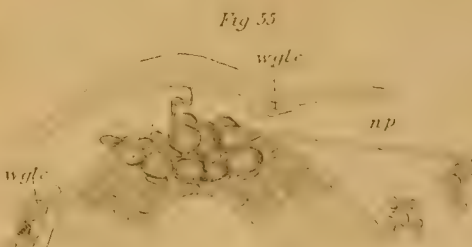


Fig. 43

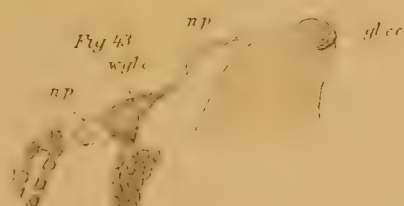


Fig. 50



Fig. 57



Fig. 56



Fig. 44





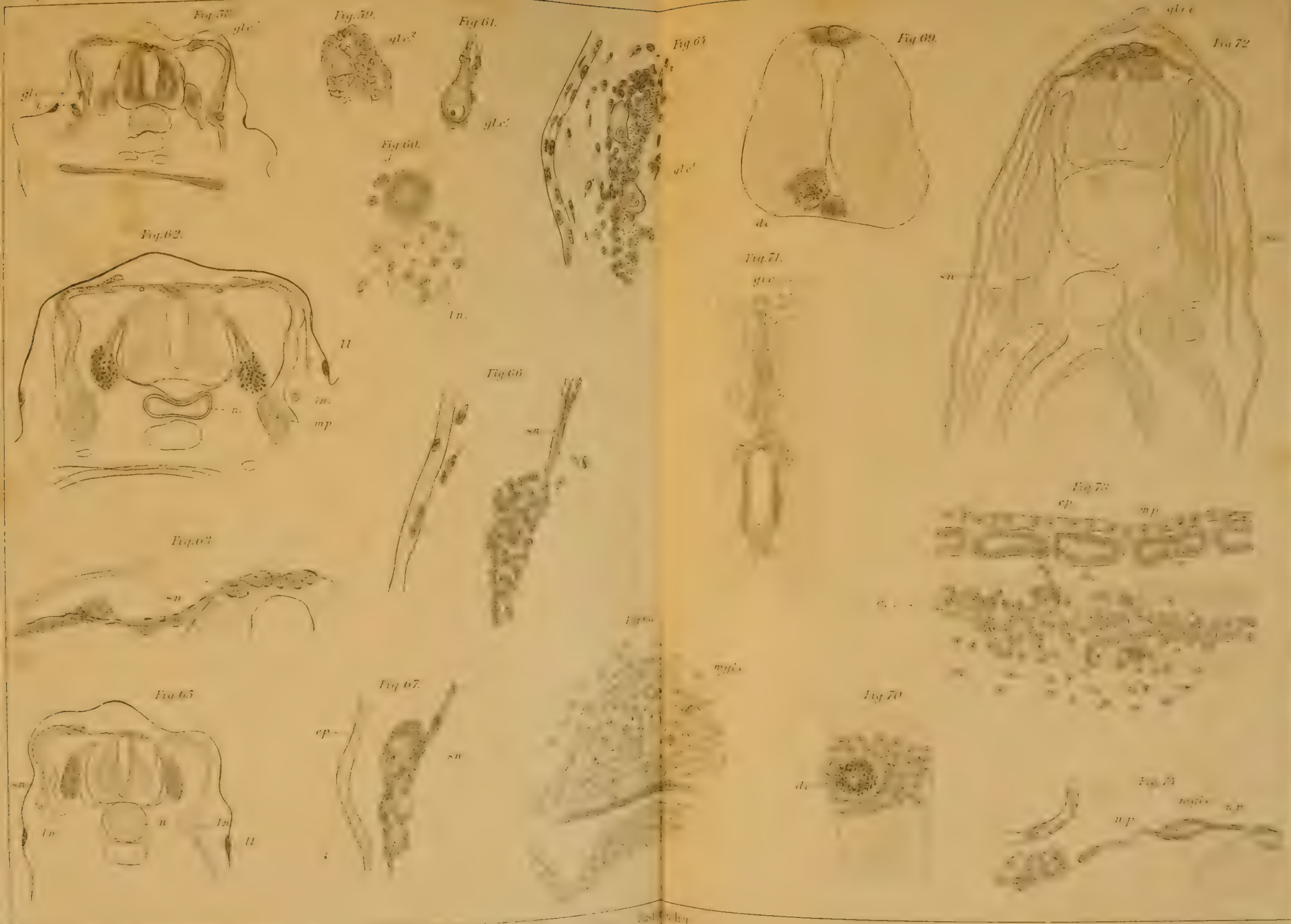








Fig. 90.

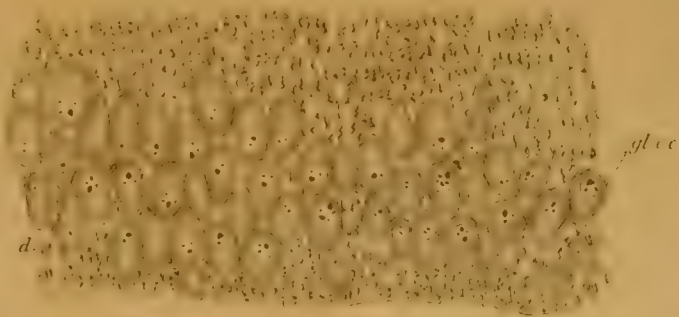


Fig. 93.

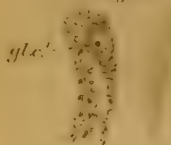


Fig. 94.



Fig. 97.

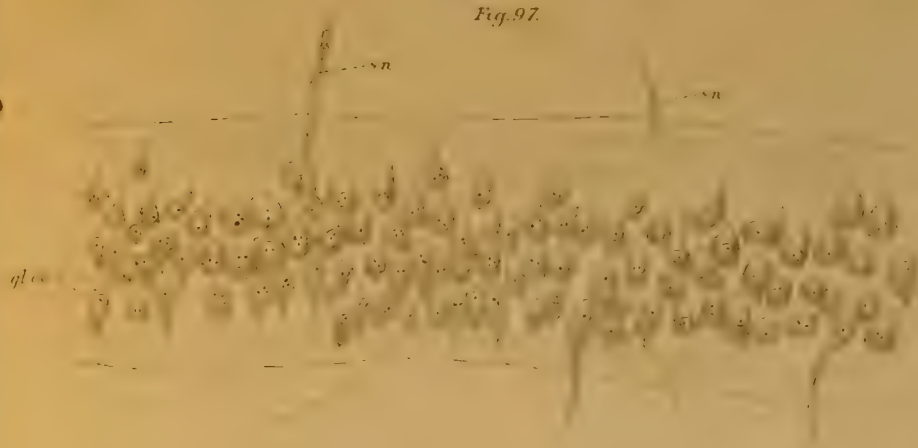
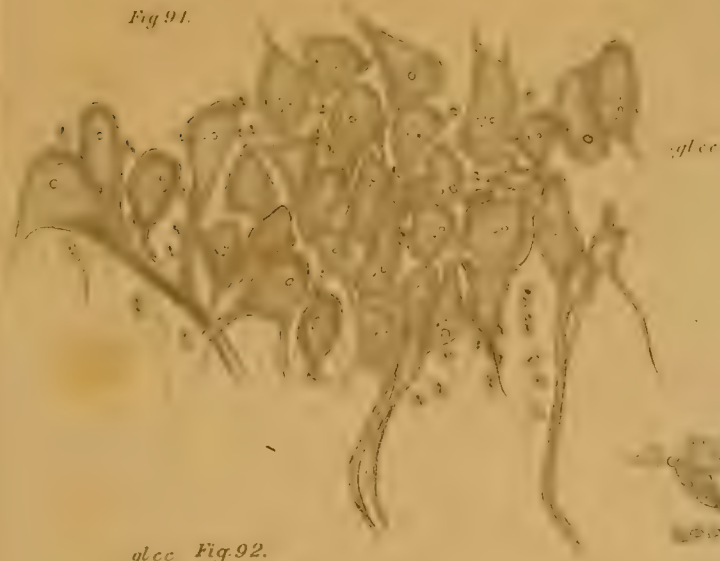


Fig. 91.



glcc Fig. 92.



Fig. 95.

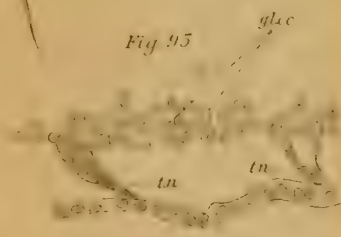


Fig. 96.

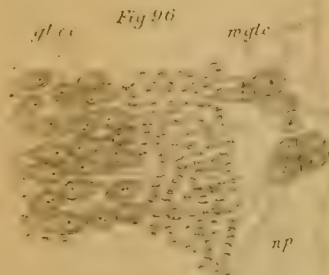


Fig. 98.

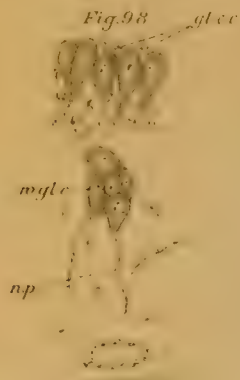


Fig. 99.

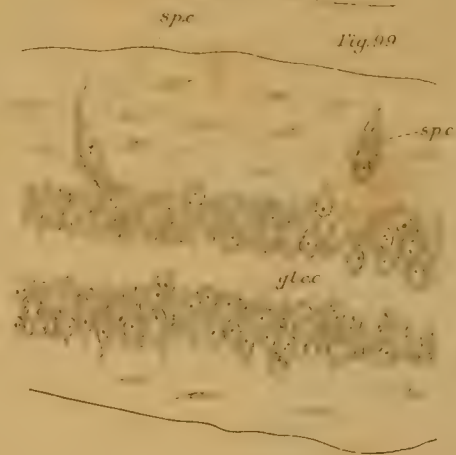


Fig. 100.

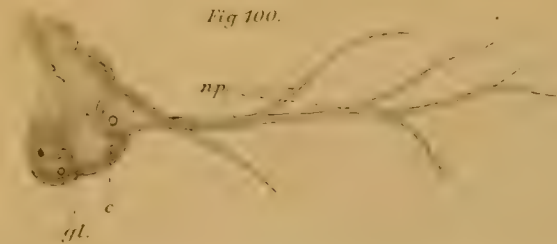




Fig 102

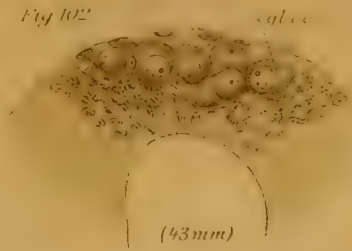


Fig 101



Fig 103<sup>b</sup>

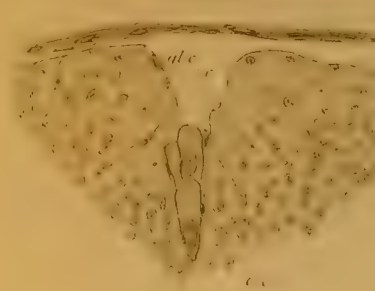


Fig 109

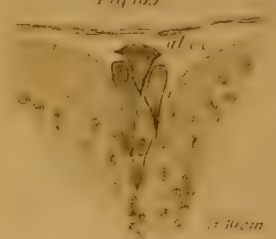


Fig 103.

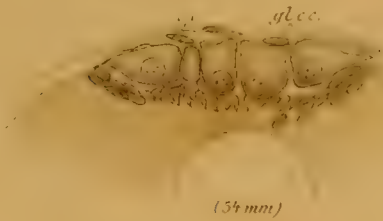


Fig 103<sup>a</sup>

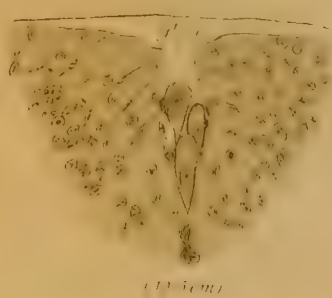


Fig 112.

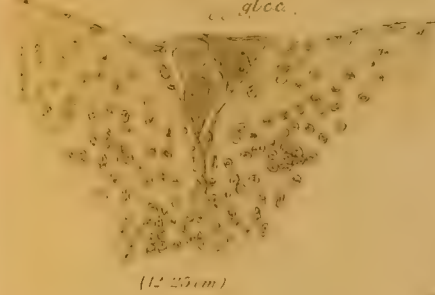


Fig 112<sup>a</sup>



Fig 119

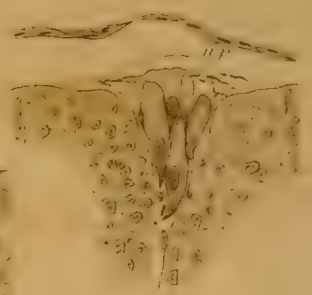


Fig 105.



Fig 107

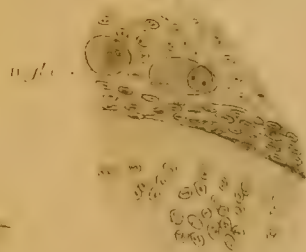


Fig 113

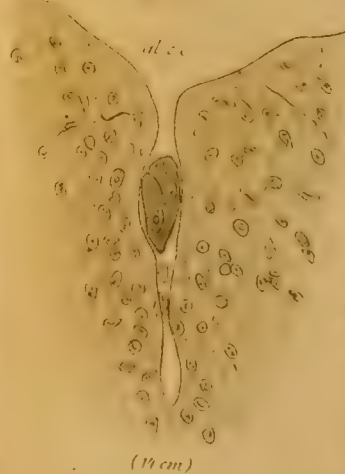


Fig 111

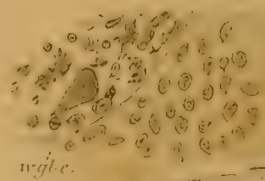


Fig 106<sup>a</sup>  
cc gl. cc.



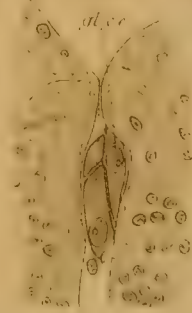
Fig 106<sup>b</sup>  
gl. cc.



gl. cc. Fig 101



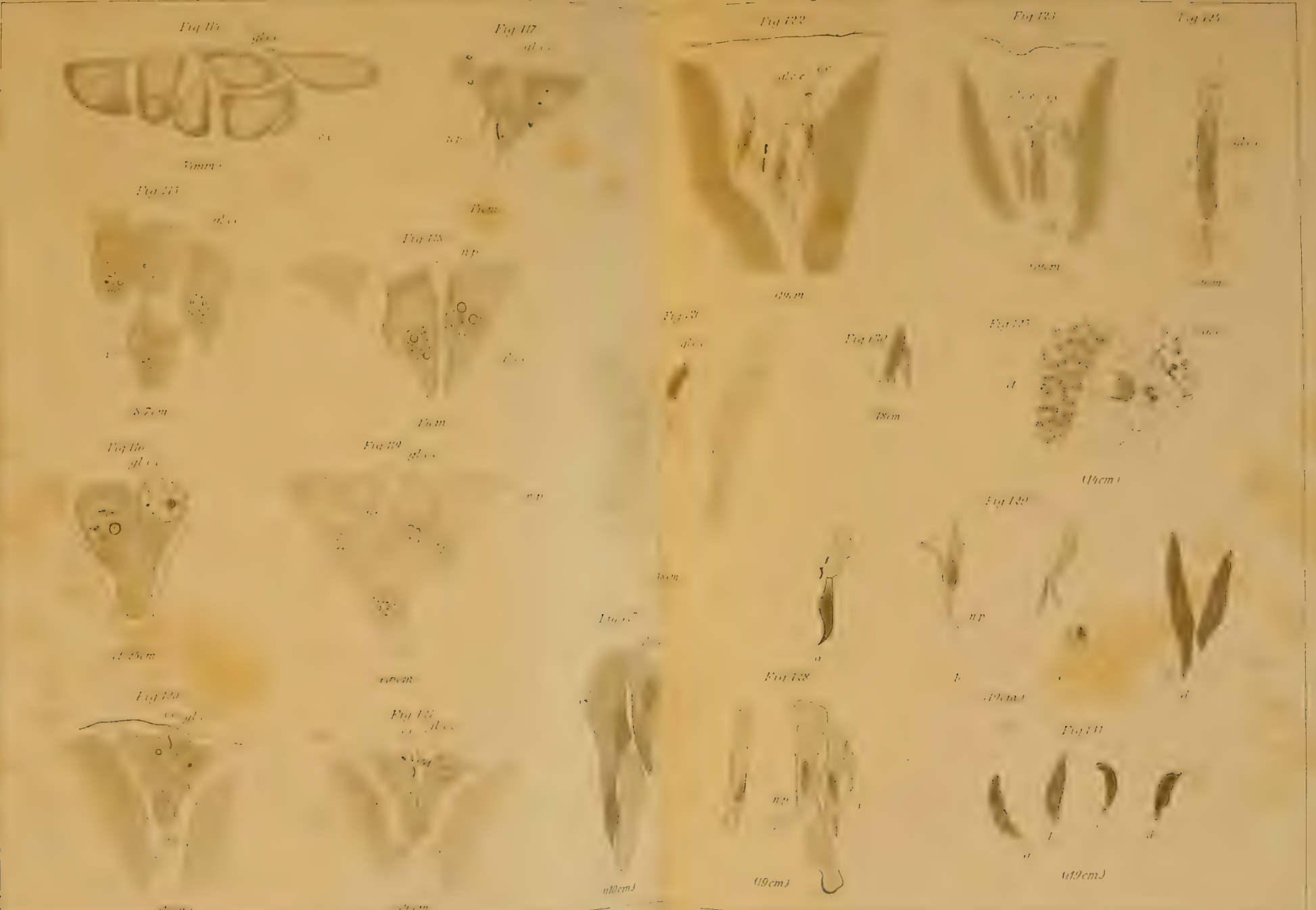
Fig 113<sup>a</sup>



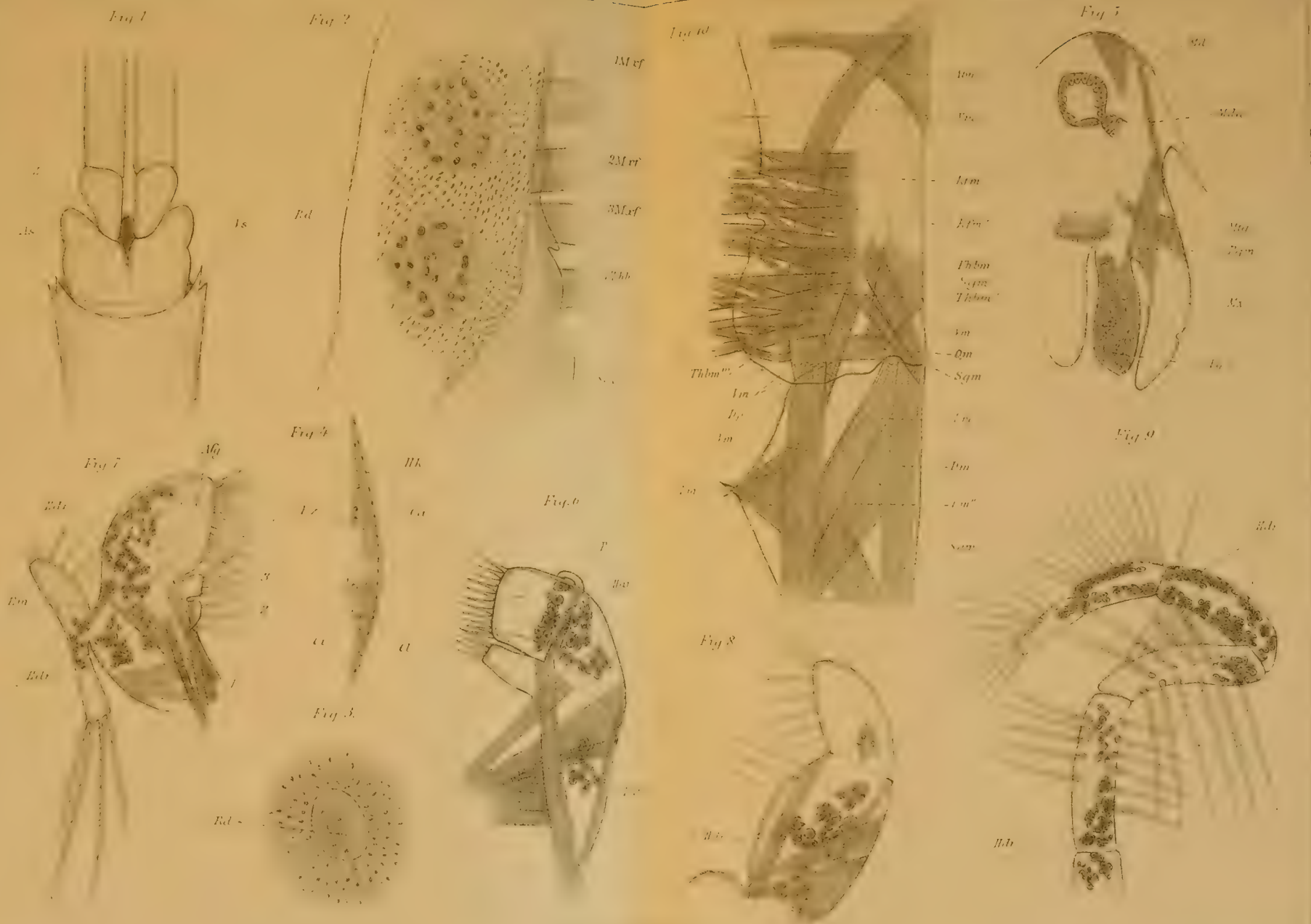
gl. cc.





















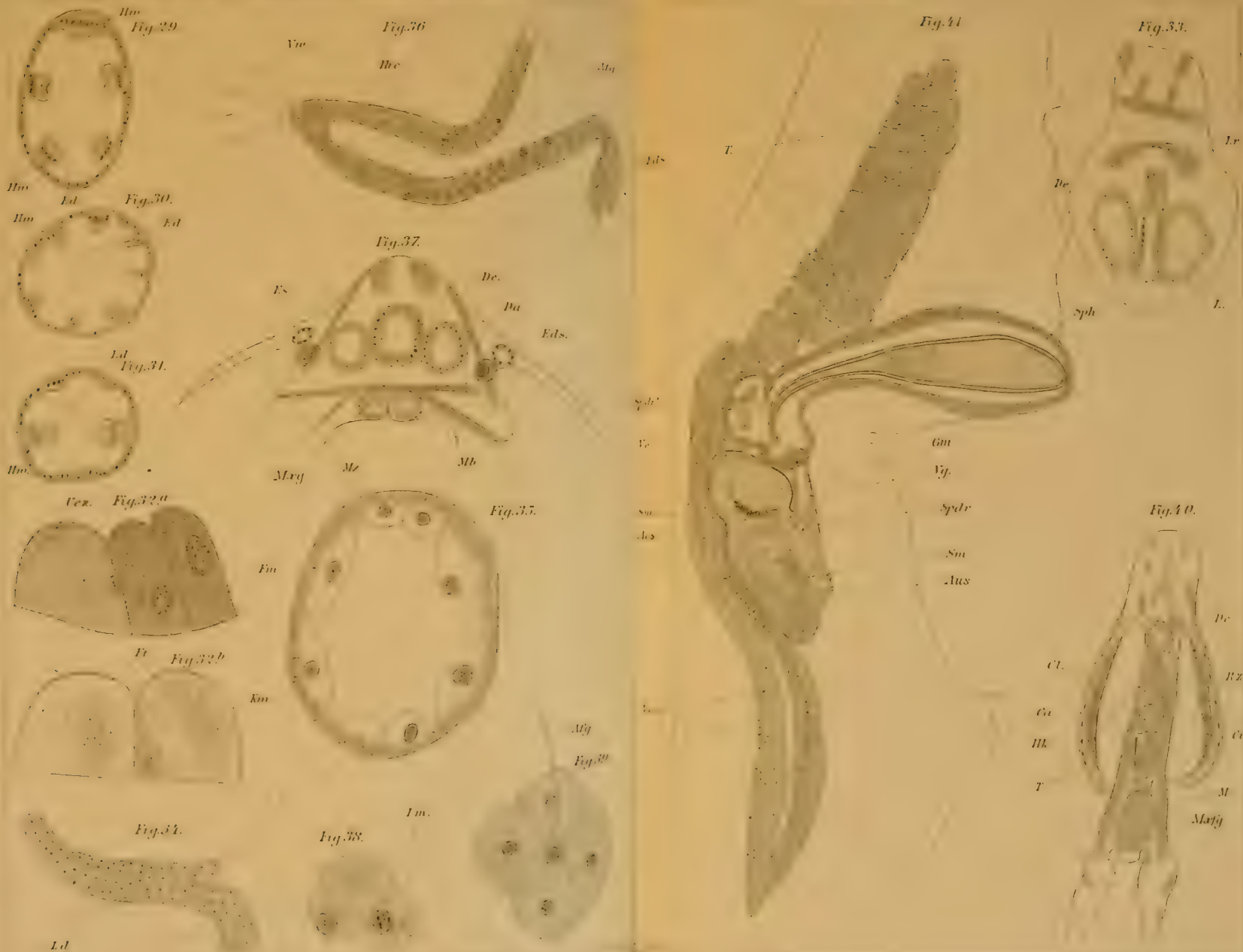




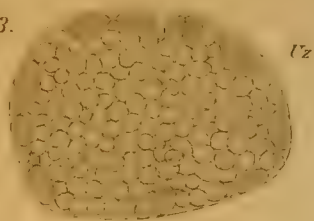
Fig. 42.



Fig. 43.

3

Serm



Serm

2

Spg

Uz



Fig. 46.



Fig. 48.

Ms

Es



M

Bs

St

St

Fig. 45.



Fig. 51.



De

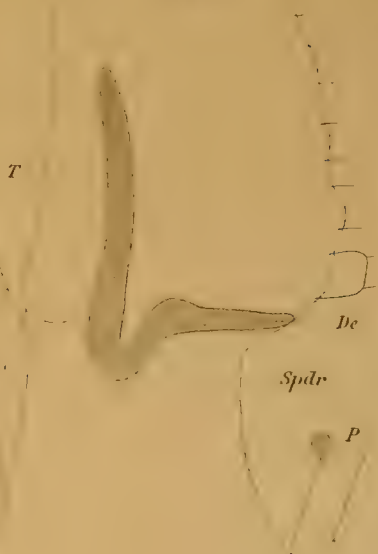
Spdr

Spdr

Vc

Acs

Fig. 49.



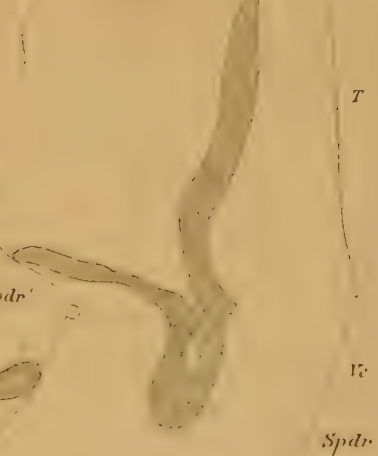
T

De

Spdr

P

Fig. 52.

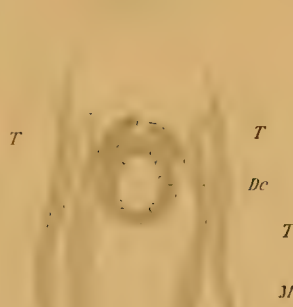


T

Vc

Spdr

Fig. 50.



T

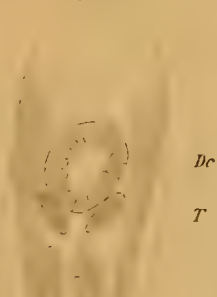
T

De

T

M

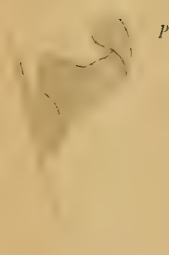
Fig. 51.



De

T

Fig. 53.



P

Fig. 47.



Serm

De

Spdr

P



Fig. 55.

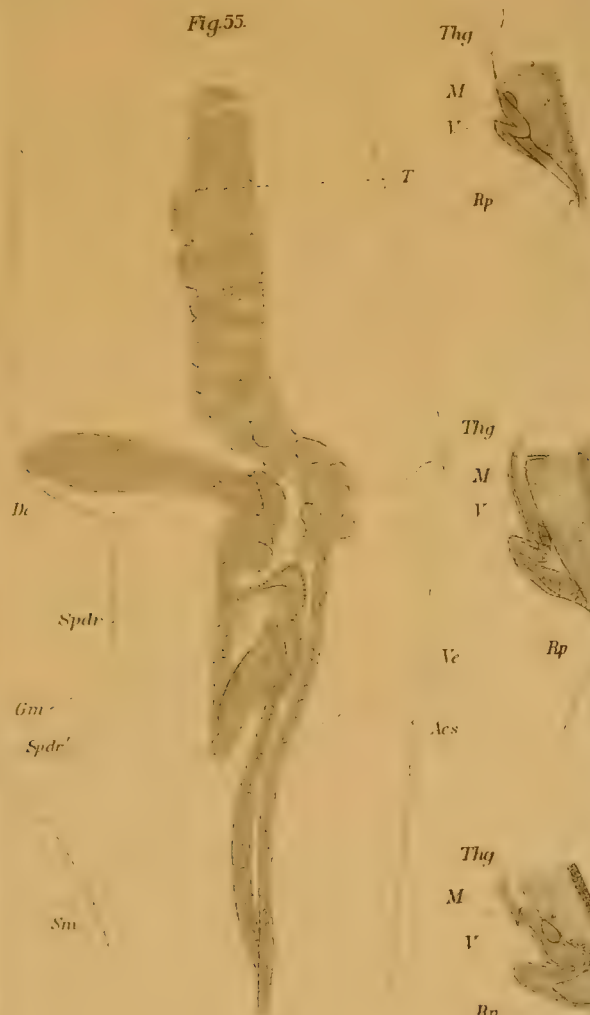


Fig. 57.

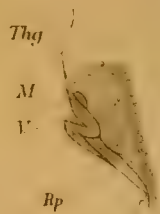


Fig. 58.

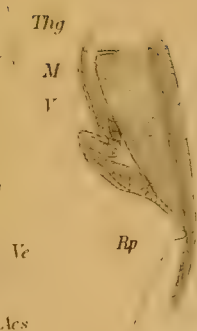


Fig. 59.

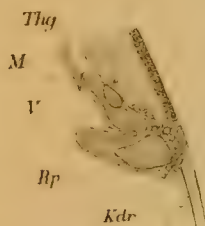


Fig. 60.



Fig. 61.

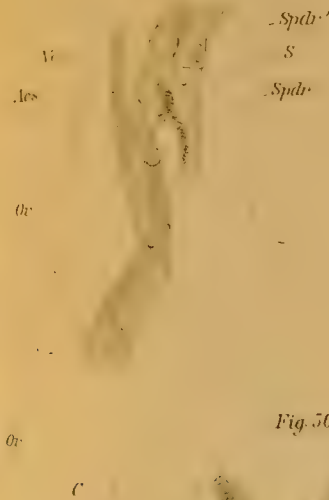


Fig. 56.

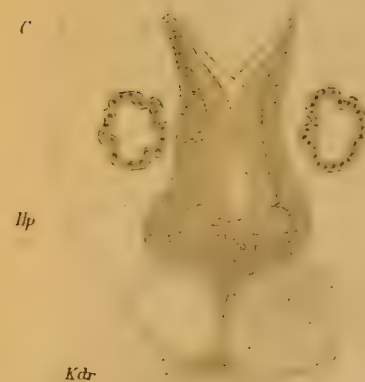
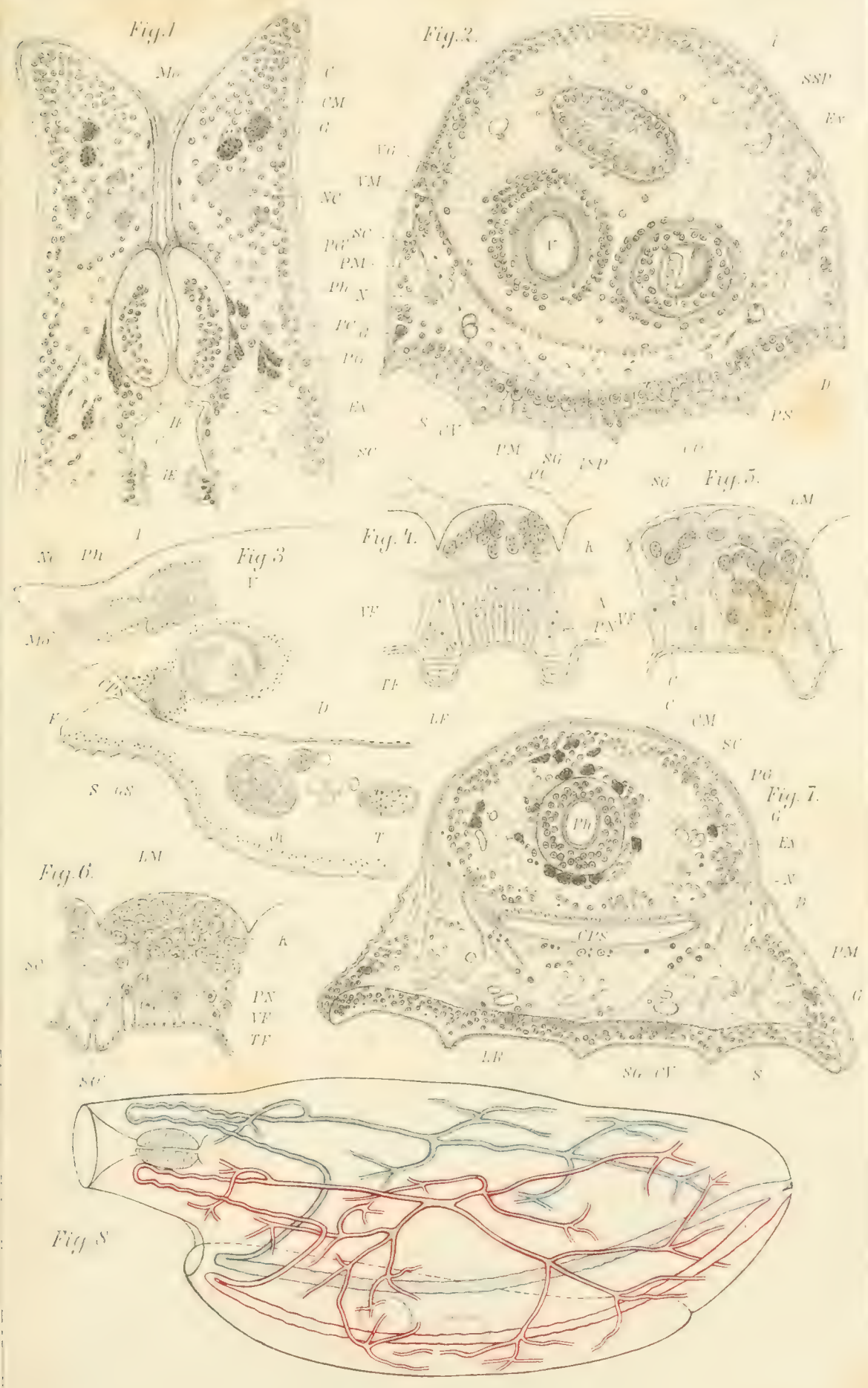


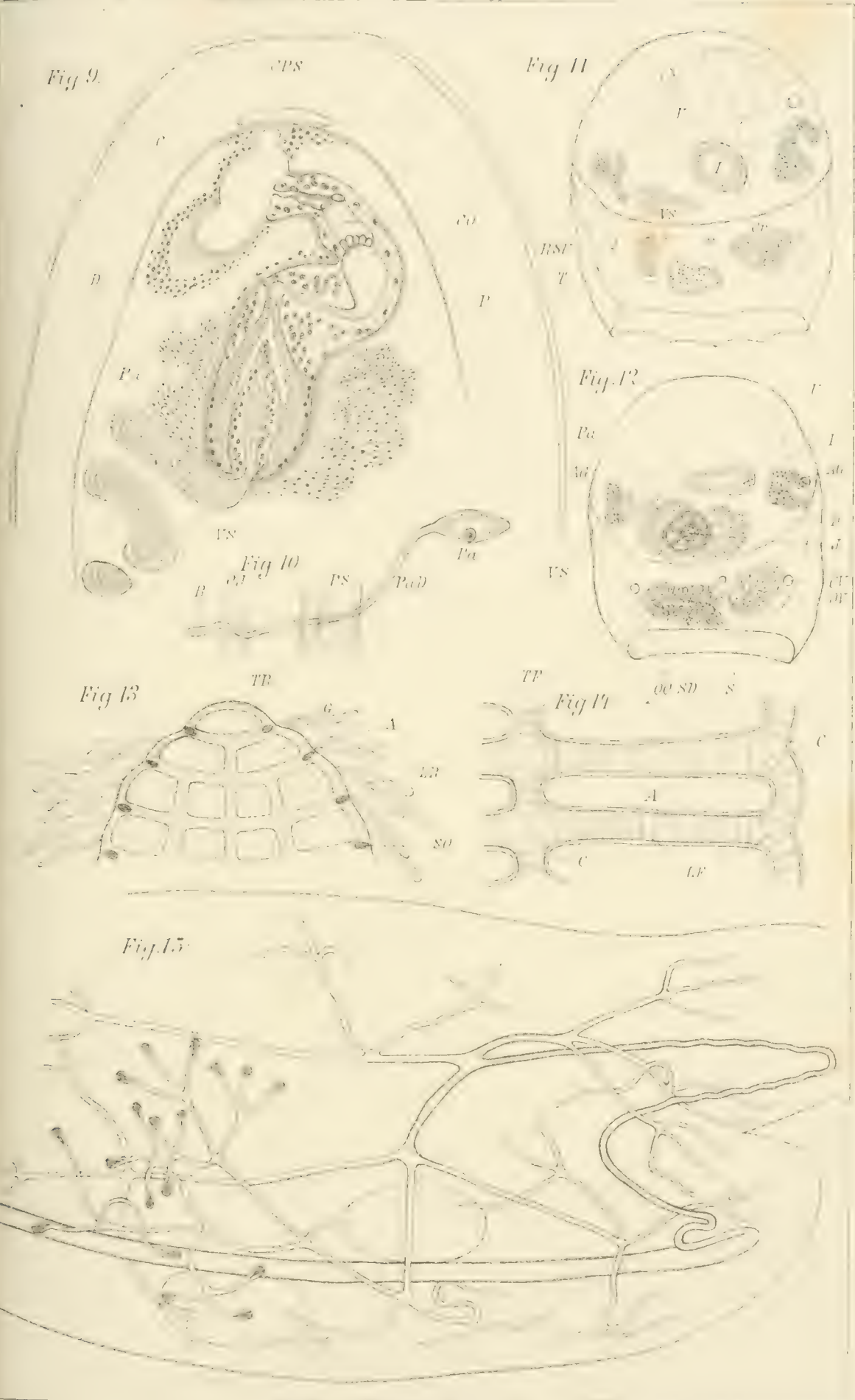
Fig. 62.







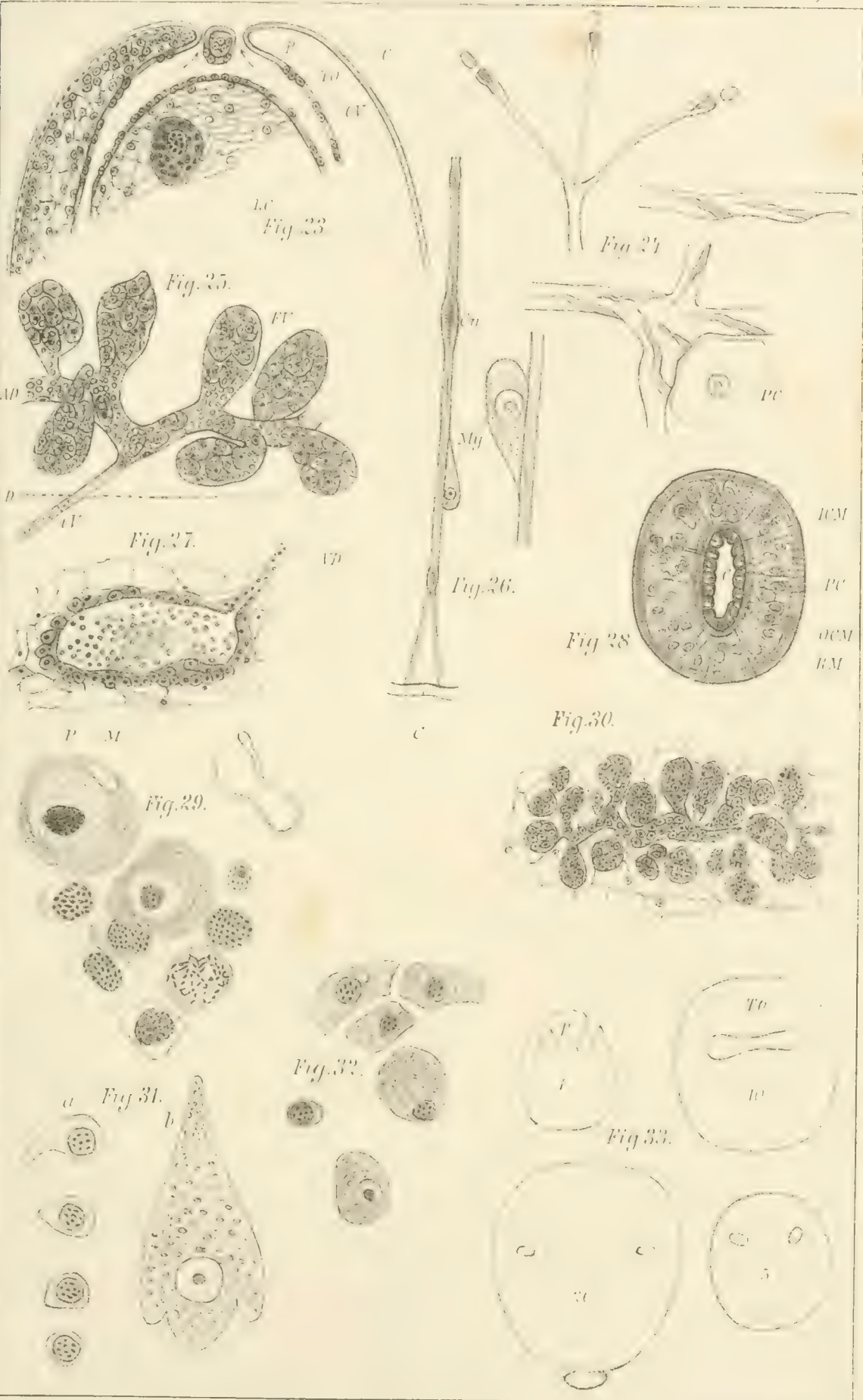




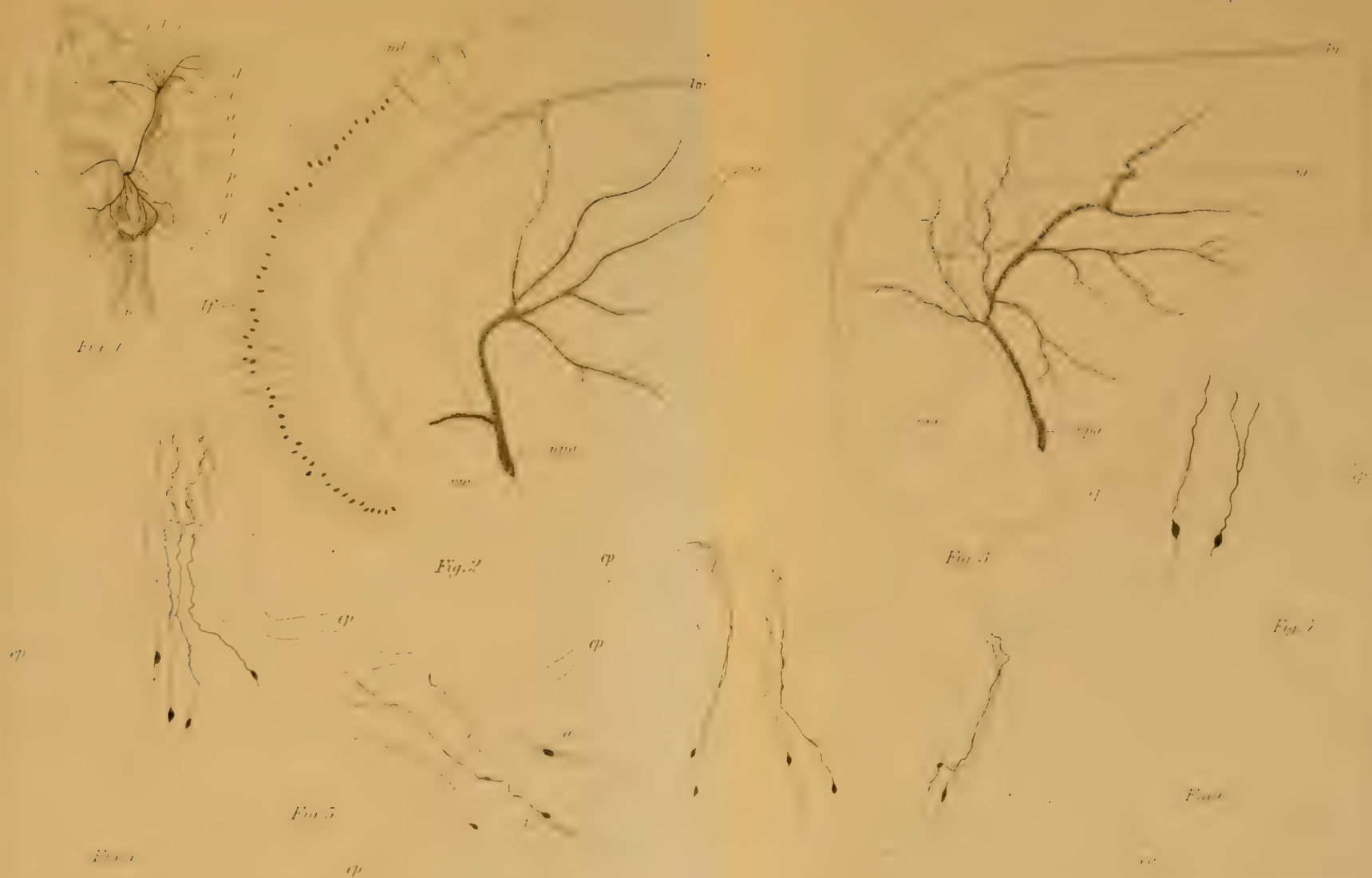














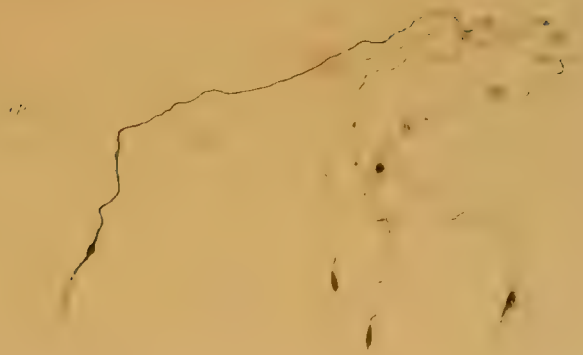


Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10



Fig. 11

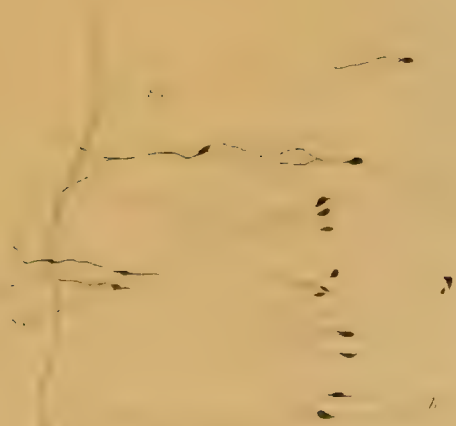


Fig. 9

Fig. 12

Fig. 13

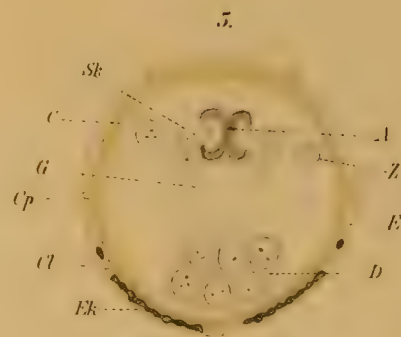
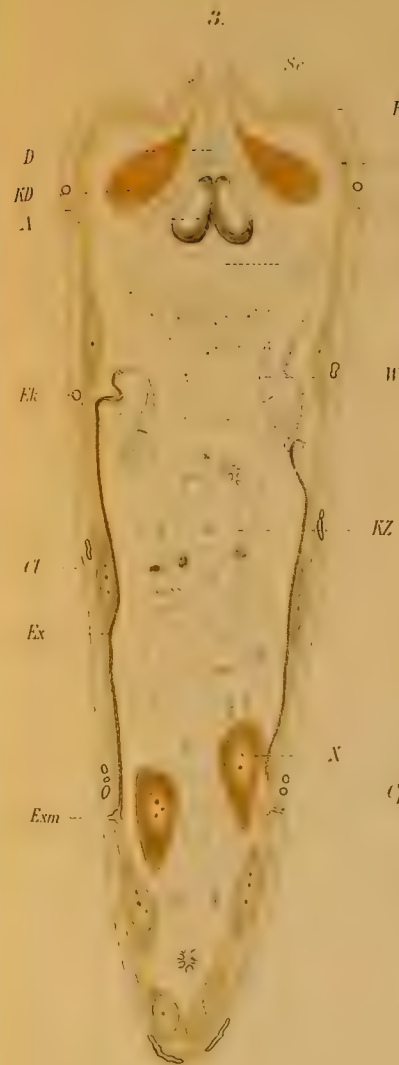
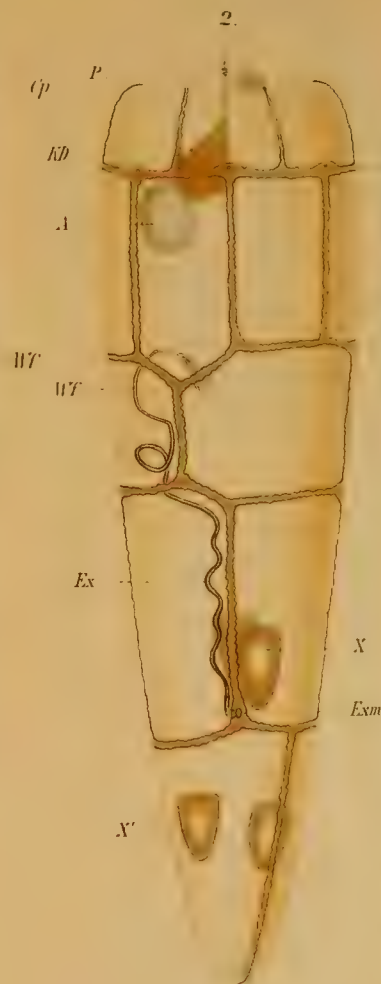
Fig. 14

Fig. 15

Fig. 16

Fig. 11







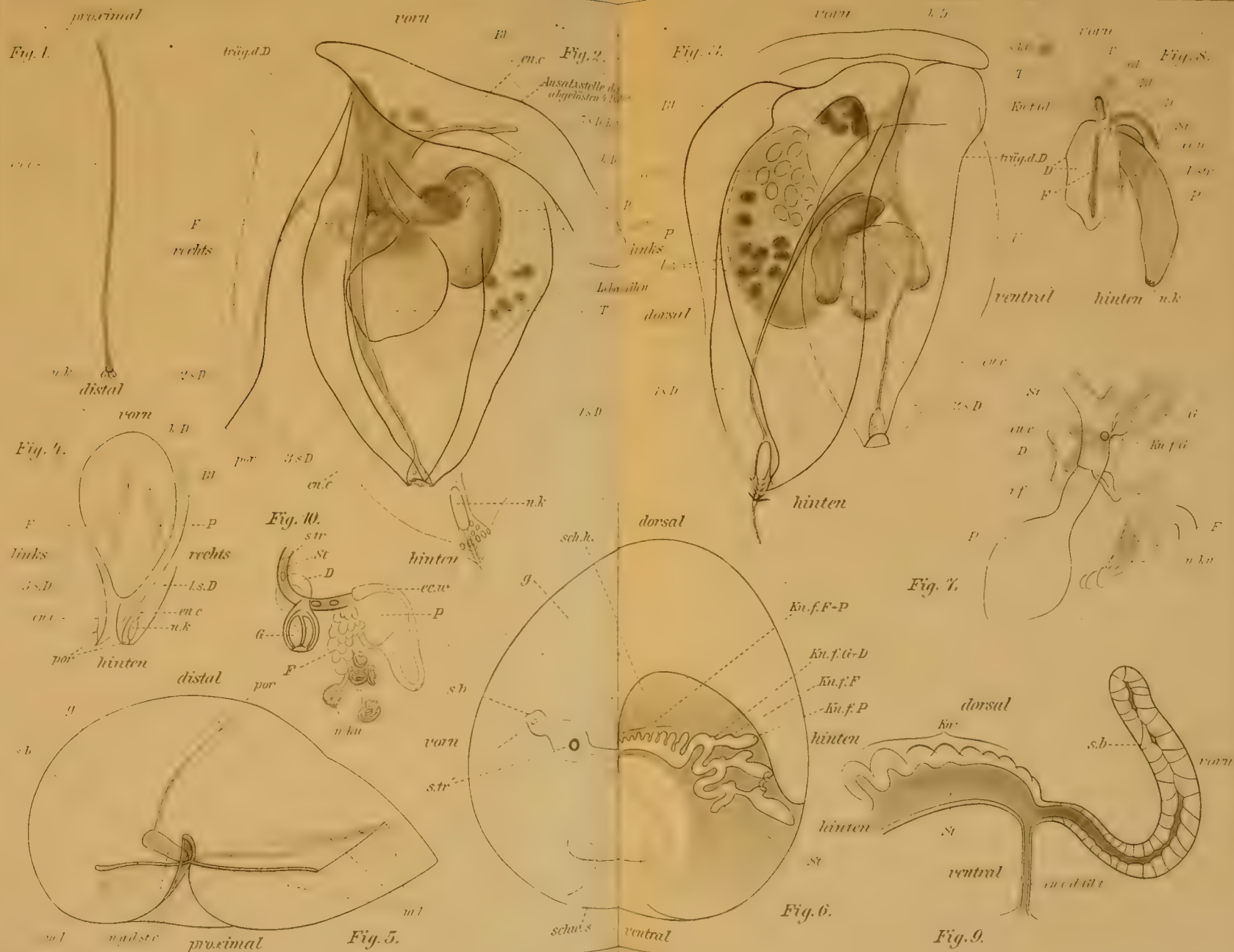




Fig. 11.



Fig. 12.

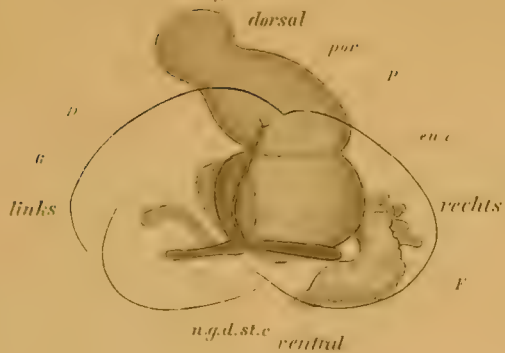


Fig. 13.

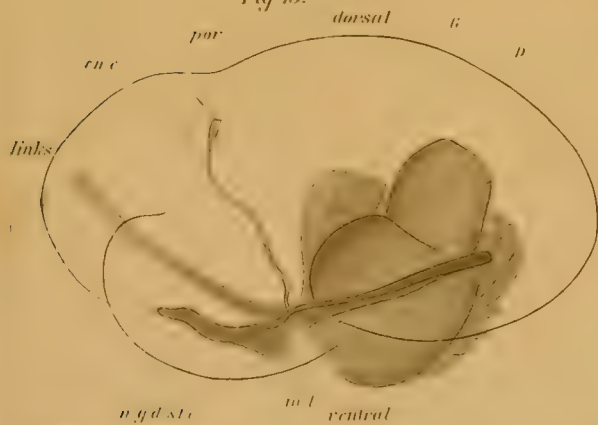


Fig. 15.

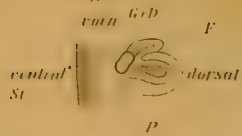


Fig. 18.



Fig. 20.

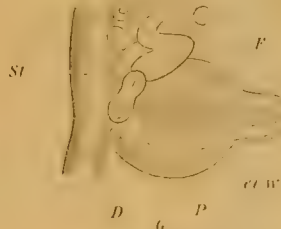


Fig. 21.



Fig. 22.

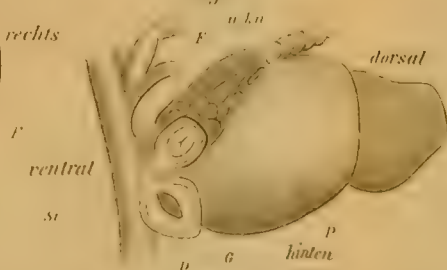


Fig. 14.



Fig. 16.

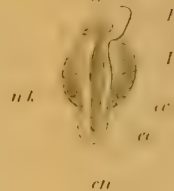


Fig. 17.

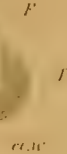


Fig. 19.

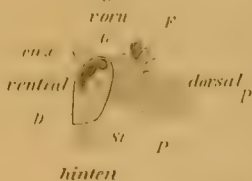


Fig. 23.

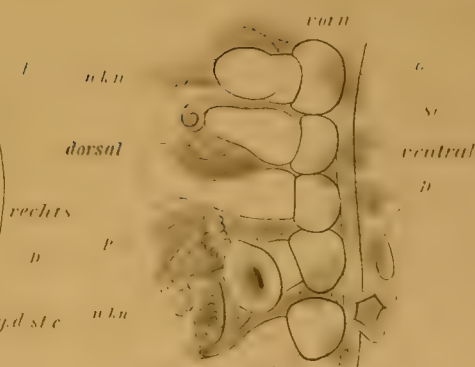
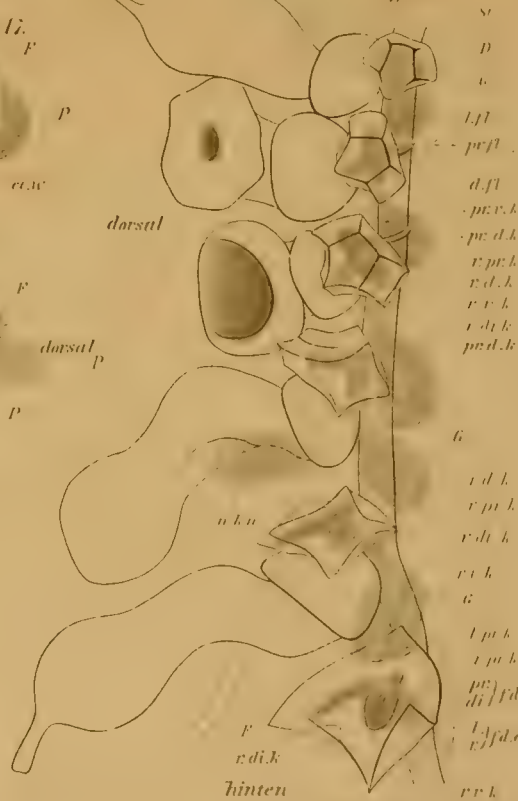
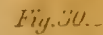
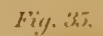


Fig. 24.









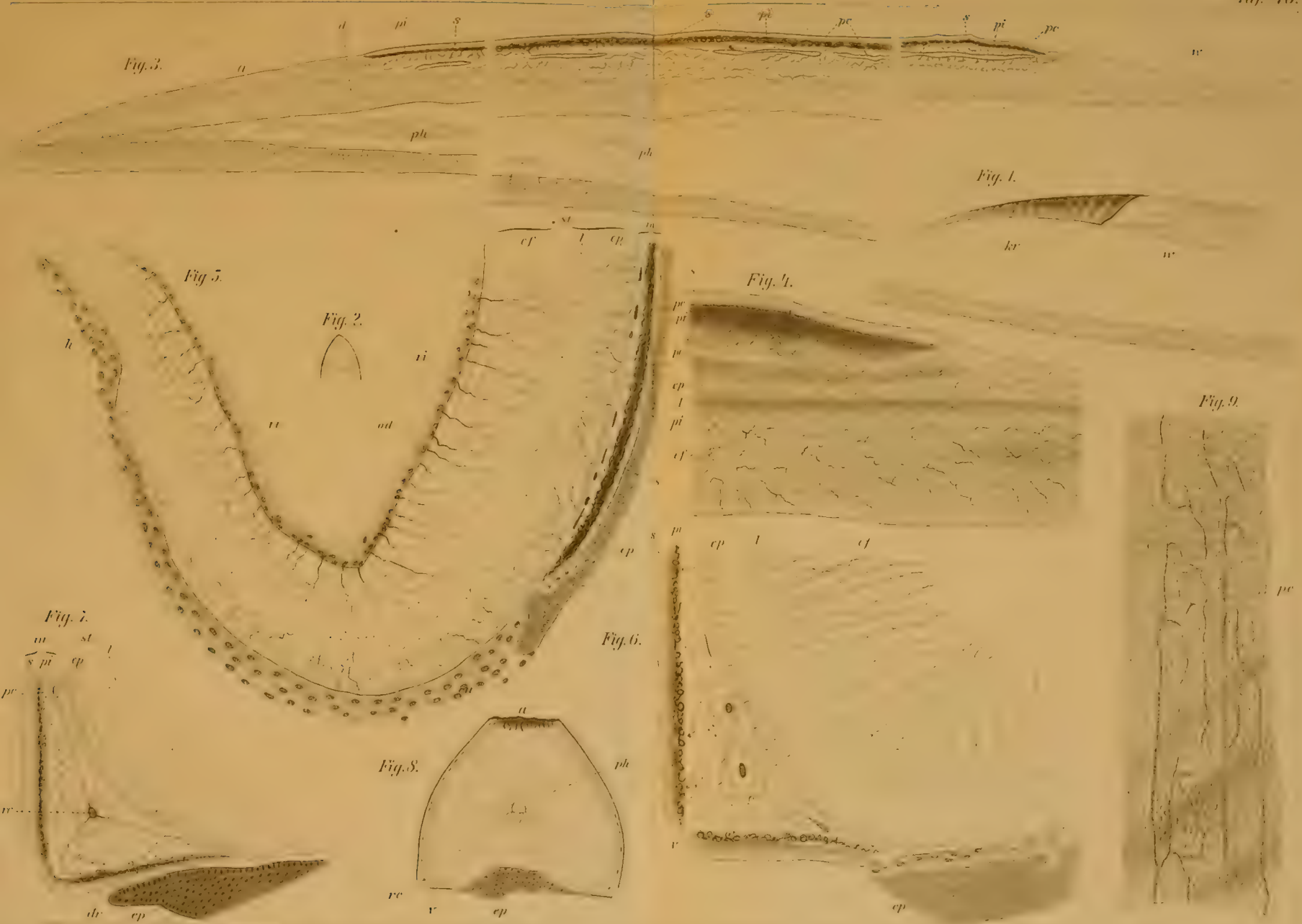




Fig. 10.

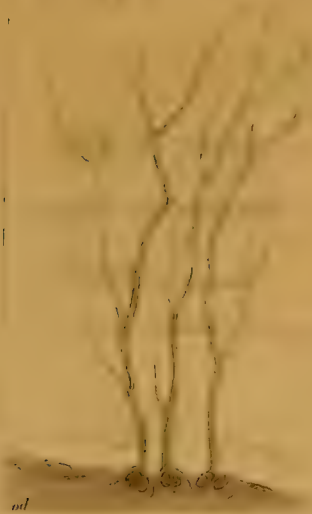


Fig. 11.

Fig. 14.



Fig. 12.



Fig. 15.



Fig. 13.



Fig. 16.

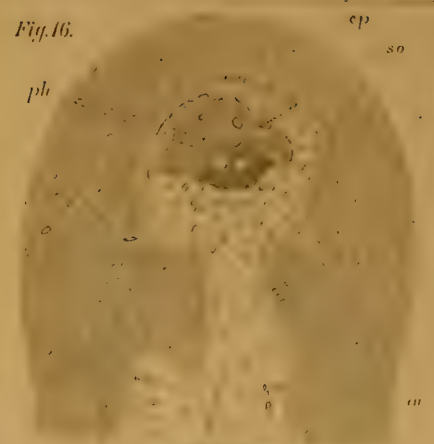
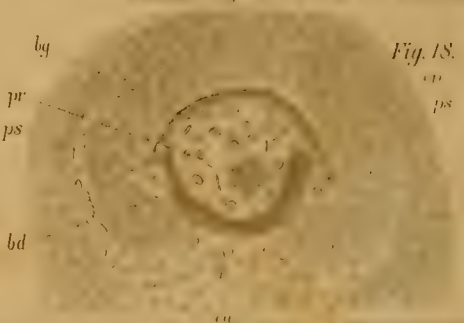


Fig. 17.



Fig. 18.





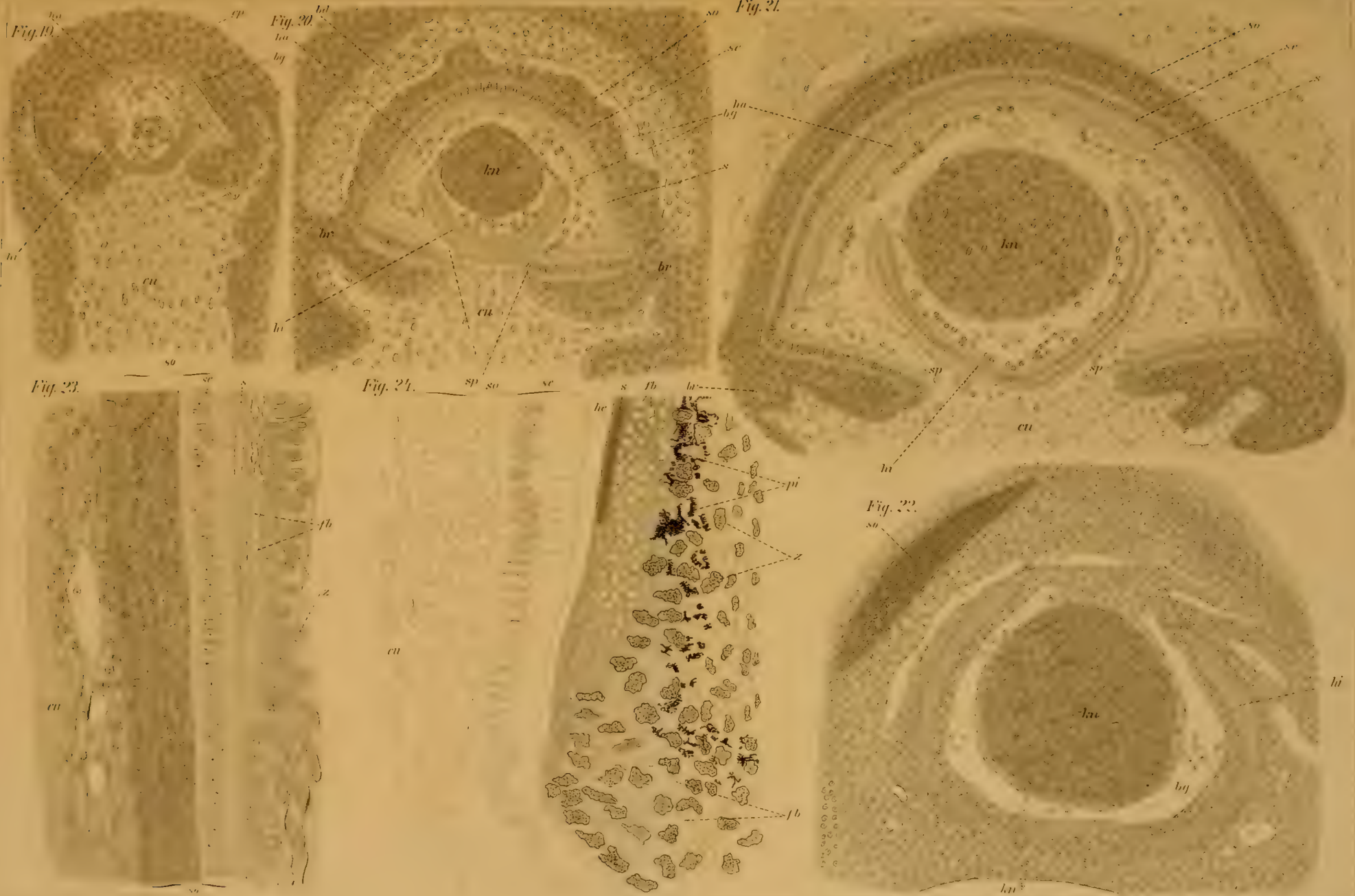




Fig. 25.



Fig. 29.

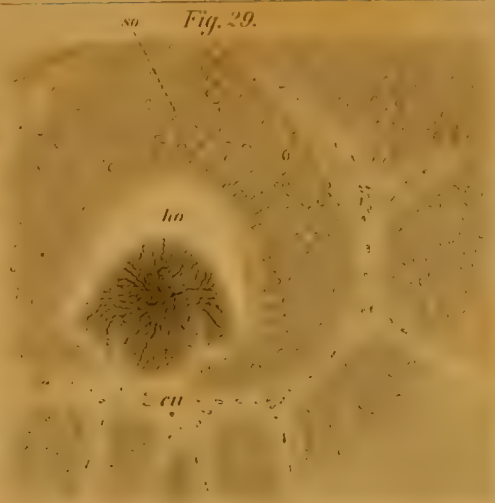


Fig. 28.

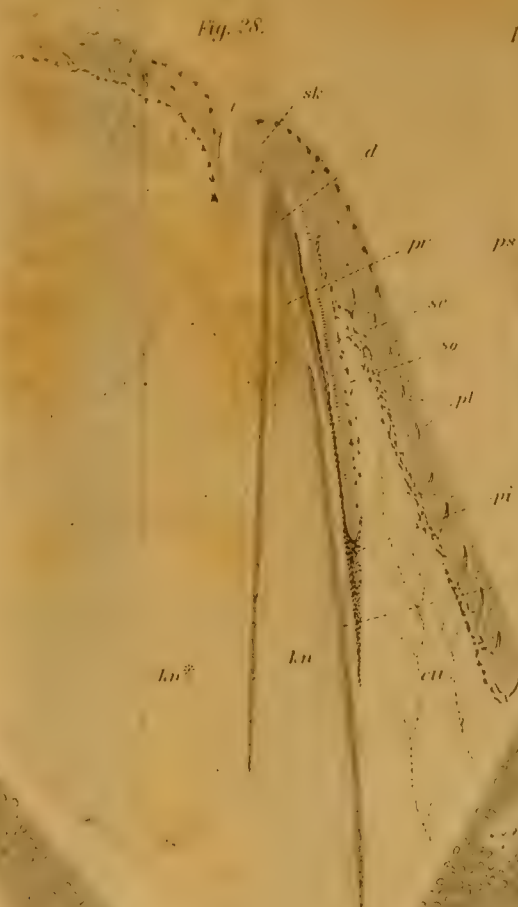


Fig. 30.

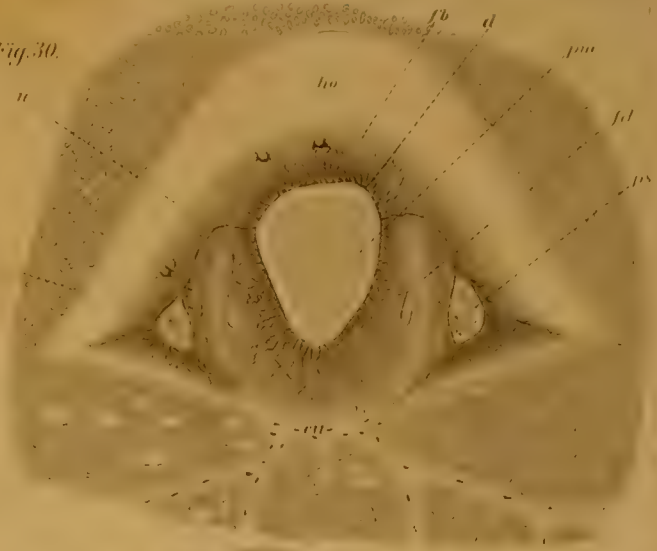


Fig. 26.



Fig. 31.

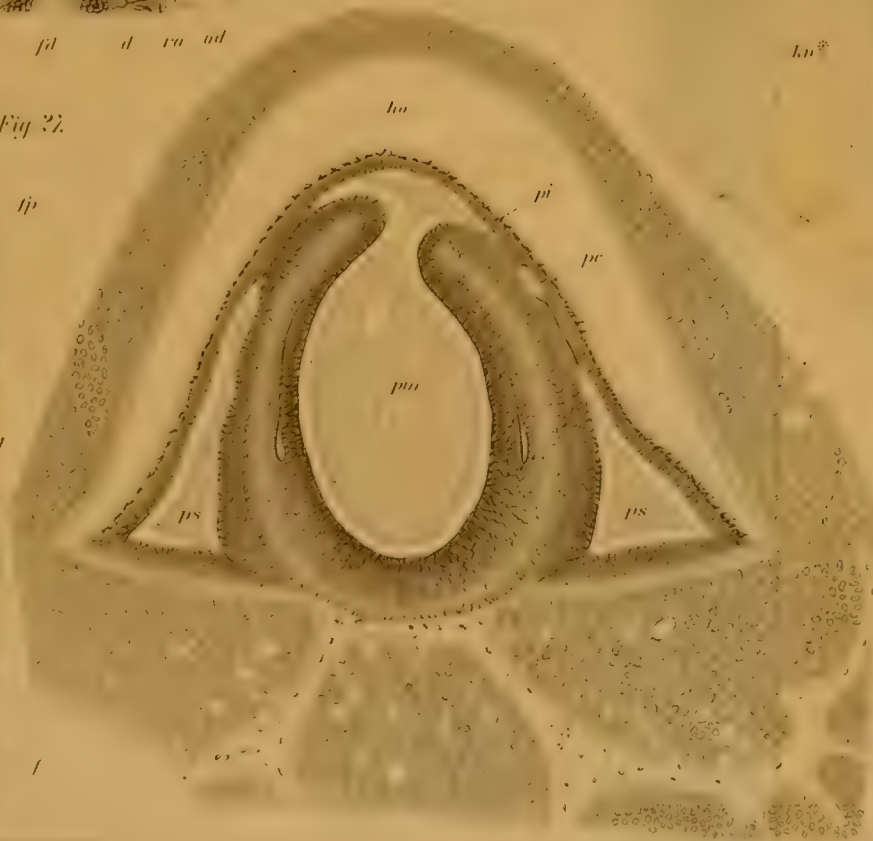


Fig. 32.













1596

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04286

